

Université de Montréal

**Réponse métabolique du saumon Atlantique (*Salmo salar*)
aux fluctuations journalières de température : Rôles de la
température d'acclimatation et de l'historique thermique**

par
Hélène Oligny-Hébert

Département de Sciences Biologiques
Faculté des Arts et des Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des Arts et des Sciences
en vue de l'obtention du grade de Maître
en Sciences Biologiques

Décembre, 2013

© Hélène Oligny-Hébert, 2013

Université de Montréal
Faculté des arts et des sciences

Ce mémoire intitulé :
**Réponse métabolique du saumon Atlantique (*Salmo salar*) aux fluctuations journalières
de températures : Rôles de la température d'acclimatation et de l'historique thermique**

Présenté par :
Hélène Oligny-Hébert

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Jean-François Pflieger
Président-rapporteur

Daniel Boisclair
Directeur de recherche

Eva C. Enders
Co-directrice

Pierre Magnan
Membre du jury

Résumé

En général, le métabolisme des poissons est estimé à des valeurs de température constantes, mais les effets de fluctuations journalières de température similaires à celles retrouvées en milieu naturel semblent peu connus.

Les objectifs du présent mémoire sont de quantifier les effets de la température moyenne d'acclimatation et d'évaluer les effets de l'historique thermique des individus, sur les réponses métaboliques de tacons de saumon Atlantique (*Salmo salar*) aux fluctuations journalières de la température. Des tacons provenant de deux rivières, une fraîche et une chaude, ont été acclimatés à un maximum de quatre régimes thermiques (constant 15 °C ou 20 °C, fluctuant 15 °C \pm 2.5 °C ou 20 °C \pm 2.5 °C) et leur taux métabolique standard estimés par respirométrie par débit-intermittent.

Les fluctuations journalières de température (15 °C \pm 2.5 °C) près de l'optimum thermique pour cette espèce (16 °C) n'affectent pas le taux métabolique standard. À l'opposé, les fluctuations journalières de température plus chaudes (20 °C \pm 2.5 °C) augmentent de 35.4% le taux métabolique standard des tacons de la rivière plus chaude, mais pas ceux des poissons de la rivière fraîche. Ainsi, la température moyenne à laquelle sont acclimatés les poissons peut affecter leur réponse métabolique aux fluctuations journalières de température, mais cette réponse peut varier entre populations provenant de rivières présentant des régimes thermiques différents.

Enfin, grâce aux données de métabolisme précédemment estimées, un modèle de métabolisme standard a été développé pour des tacons de saumon Atlantique soumis à des fluctuations journalières de température.

Mots clés : Taux métabolique standard, modèle de métabolisme standard, respirométrie, fluctuations journalières de température, saumon Atlantique, *Salmo salar*, température d'acclimatation, historique thermique, température de l'eau, régime thermique

Summary

Usually, fish metabolism is evaluated under constant values of temperature, but the effects of daily temperature fluctuations similar to those found in natural environment on metabolism seems to be much less understood.

The goals of this study are to quantify the effects of the mean acclimation temperature and to assess the effects of the thermal history on the metabolic response of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr to daily fluctuations of water temperature. Atlantic salmon parr originating from two rivers, one cool and one relatively warm, were acclimated to up to four thermal regimes (constant 15 °C or 20 °C, daily fluctuating 15 °C \pm 2.5 °C or 20 °C \pm 2.5 °C) and their standard metabolic rate was estimated using intermittent-flow respirometry.

Daily temperature fluctuations (15 °C \pm 2.5 °C) near this species' thermal optimum (16 °C) do not influence standard metabolic rate. In contrast, daily fluctuations of higher temperature (20 °C \pm 2.5 °C) do increase standard metabolic rate by 35.4% for fish from the warmer river, but not for fish from the cooler river. Therefore, the mean temperature to which fish are acclimated may affect their responses to daily fluctuations of water temperature, but this response may vary between populations originating from rivers having different thermal regimes.

Using standard metabolic rates previously estimated, a standard metabolic rate model was developed for Atlantic salmon parr exposed to daily fluctuations of temperature.

Keywords: Standard metabolic rate, standard metabolic rate model, respirometry, daily temperature fluctuations, Atlantic salmon, *Salmo salar*, acclimation temperature, thermal history, water temperature, thermal regime

Table des matières

Page-titre.....	i
Page du jury.....	ii
Résumé.....	iii
Summary	iv
Table des matières.....	v
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures	viii
Liste des abréviations.....	ix
Remerciements.....	xi
Introduction générale	1
1.1 Température de l'eau	1
1.1.1 Importance pour organismes aquatiques.....	1
1.1.2 Températures de l'eau en milieu naturel.....	2
1.1.3 Variations journalières	3
1.1.4 Impacts sur les coûts bioénergétiques.....	4
1.2 Variations intra-spécifiques des réponses physiologiques.....	6
1.2.1 Température d'acclimatation	6
1.2.2 Historique thermique	7
1.3 Métabolisme.....	8
1.3.1 Métabolisme standard	9
1.3.2 Modèles de métabolisme standard.....	10
1.3.3 Capacité aérobie.....	11
1.4 Respirométrie par débit-intermittent.....	12
1.4.1 Concept	12
1.4.2 Avantages de la méthode de respirométrie par débit-intermittent	13
1.4.3 Estimation du métabolisme standard	15
1.5 Saumon Atlantique.....	16
1.6 Objectifs et hypothèses	18
Contribution de l'auteur et des coauteurs	22

Effects of daily temperature fluctuations on Atlantic salmon parr (<i>Salmo salar</i>) standard metabolic rate: Influence of temperature acclimation and thermal history	23
Introduction.....	24
Material and methods.....	27
Study fish: Atlantic salmon parr	27
Experimental setup.....	30
Experimental procedure	32
Data analyses	34
Statistical analyses	35
Results.....	37
Discussion	45
Acknowledgements.....	50
Discussion et conclusion générales.....	51
Bibliographie.....	xii

Liste des tableaux

Table I: Description of the various treatments used in the respirometry experiments, mean mass of fish studied and number of respirometry experiments.	39
Table II: ANCOVA results conducted with the eight treatments (combining respirometry strategies of fluctuating thermal regimes for a given temperature of acclimation and river of origin).	40
Table III: Standard metabolic rate ($\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) models developped under eight treatments with (a) all fish and (b) without fish under 5 g or over 15 g.	41
Table IV: Model of standard metabolic rate (SMR, $\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) for Atlantic salmon parr, using fish mass (M, g) and water temperature (T, °C) as predictive variables and two different datasets.	45

Liste des figures

Figure 1: Water temperatures registered in the (a) Ouelle and (b) Cascapedia rivers in July 2012.	29
Figure 2: Water temperature recorded in the different acclimation tanks.	31
Figure 3: Relationship between fish mass and standard metabolic rate for the various treatments under acclimation temperature of (a) 15 °C and (b) 20 °C.	43

Liste des abréviations

a	Constante
ANCOVA	Analyse de covariance
ATP	Adénosine triphosphate
b	Constante
BOD	Demande biologique en oxygène causée par la respiration bactérienne
c	Constante
C _R	Taux de consommation d'oxygène
df	Degrés de liberté
e	Constante de Néper
F	Statistique de Fisher
Fe	Énergie perdue par les pertes fécales
G	Dépenses d'énergie liée à la croissance
h	Heure
I	Énergie provenant de l'ingestion de nourriture
L	Litre
LARSA	Laboratoire Régional de Recherche en Sciences Aquatiques
log _e	Logarithme népérien
μ ²	mu carré
M	Masse du poisson
M _a	Coût métabolique d'activité
min	Minute
M _s	Coût métabolique standard
M _{sda}	Coût métabolique d'action spécifique dynamique
N	Nord
O ₂	Dioxygène
ΔO ₂	Courbe de déplétion en oxygène
P	Probabilité
SE	Erreur type
SMR	Taux métabolique standard
Δt	Temps écoulé

T	Température de l'eau
U	Énergie perdue par les pertes azotées
V_w	Volume d'eau
W	Ouest
Y	Taux métabolique

Remerciements

J'aimerais tout d'abord remercier mon directeur de maîtrise, Daniel Boisclair, pour m'avoir fait confiance en me confiant ce projet, ainsi que pour son aide et ses commentaires constructifs tout au long de ma maîtrise, qui m'ont permis de mener à bien ce projet. De même, un grand merci à ma codirectrice, Eva Enders, tant pour son aide au niveau théorique que pratique par rapport aux connaissances en respirométrie et pour avoir été présente pour répondre à toutes mes questions tout au long du projet.

Je remercie Adrien Joubert et Amaël Gestin pour leur aide lors des étés d'échantillonnage tant sur le terrain qu'en laboratoire et les employés du Laboratoire Régional de Sciences Aquatiques pour leur soutien et leurs conseils judicieux au niveau de la préparation des expérimentations. Sans vous tous, les journées au LARSA auraient parues bien plus longues!

Merci à James Grant, Pierre Magnan et Jean-François Pflieger, membres de mon comité-conseil et/ou du jury d'évaluation de mon mémoire, qui ont contribué, par leurs commentaires et leurs recommandations, à améliorer la qualité du projet et du mémoire.

Merci à tous les étudiants et employés du labo Boisclair, actuels et anciens, que j'ai côtoyés. Vous m'avez été d'une aide précieuse sur plusieurs points que ce soit par votre aide pour la préparation, l'échantillonnage sur le terrain et les analyses statistiques, par vos réponses à mes questions, votre présence, votre enthousiasme et j'en passe!

Enfin, j'aimerais également remercier les membres de ma famille, de ma belle-famille et mes amis qui ont toujours été là pour m'encourager et me soutenir, même si certain(e)s se trouvent bien loin de Montréal! Merci pour vos mots d'encouragement et pour m'avoir écoutée parler de mon projet un nombre incalculable de fois. Un merci tout particulier à Aymeric, pour m'avoir encouragée à continuer même dans les moments plus difficiles et pour ton support constant tout au long de ma maîtrise!

Introduction générale

1.1 Température de l'eau

1.1.1 Importance pour organismes aquatiques

Les besoins énergétiques des poissons peuvent être présentés à l'aide de modèles bioénergétiques qui compartimentent et quantifient l'énergie allouée par la consommation de nourriture à différents processus physiologiques, tels le métabolisme (respiration), la croissance et les pertes (Warren et Davis, 1967). Ceci est souvent présenté sous forme d'équation (équation modifiée de Warren et Davis (1967)):

$$I = G + M_s + M_a + M_{sda} + (Fe + E) ; \quad (\text{eq. 1})$$

où I est l'énergie provenant de la consommation de nourriture, G est la croissance, M_s le coût métabolique standard, M_a le coût métabolique d'activité, M_{sda} le coût métabolique d'action spécifique dynamique et (Fe+E) les pertes fécales et azotées. Ainsi, selon cette équation, moins les coûts associés au métabolisme sont importants, plus l'énergie disponible pour la croissance est grande. Chez les organismes aquatiques, de nombreux paramètres physiques et chimiques environnementaux influencent le développement et régulent le cycle de vie en ayant une incidence directe ou indirecte sur les processus physiologiques de ces organismes. C'est le cas, par exemple, de la vitesse du courant et de la turbulence de l'eau (Enders et al., 2003), de la concentration en oxygène dissous (Matthews et al., 1997) ou du pH (Parrish et al., 1998). Parmi tous ces paramètres, la température de l'eau joue un rôle primordial et est même considérée par certains auteurs comme un des facteurs physiques environnementaux ayant la plus grande

importance pour les organismes aquatiques (Brett, 1971; Sinokrot et al., 1995; Claireaux et Lagardère, 1999). Ainsi, la température de l'eau a une influence directe sur les poissons puisqu'elle contrôle directement les taux métaboliques, les taux de croissance et les taux d'alimentation (Brett, 1971; Wehrly, 2007). De même, la température de l'eau peut avoir une influence indirecte sur les poissons puisqu'elle influence d'autres aspects de la qualité de l'eau, comme par exemple les concentrations en nutriments et la productivité, la concentration en sédiments et les concentrations en oxygène et autres gaz dissous (Webb, 1996; Poole et Berman, 2001; Caissie, 2006). L'importance de la température de l'eau est grandement soulignée dans la littérature et les ouvrages passant en revue les réponses des poissons à différentes valeurs de température ainsi que leurs réponses à des changements de température plus ou moins rapides sont nombreux (Brett, 1956; Magnuson et al., 1979; McCullough, 1999).

1.1.2 Températures de l'eau en milieu naturel

Les températures des cours d'eau en milieu naturel sont régies par la quantité d'énergie thermique ajoutée ou perdue dans le cours d'eau et dépendent du volume d'eau à chauffer ou refroidir (Poole et Berman, 2001; Caissie, 2006). Les échanges de chaleur se font via deux principales interfaces, l'interface air/eau et l'interface lit du cours d'eau/eau, où l'énergie thermique est échangée par différents processus physiques tels la radiation, l'évaporation, les apports en eau souterraine et autres (Olden et Naiman, 2010). Il existe de nombreuses sources, anthropiques ou naturelles, qui entraînent de façon plus ou moins rapide une modification des régimes thermiques naturels des cours d'eau.

Les activités humaines sont sources de nombreuses modifications environnementales ayant des répercussions sur les ressources aquatiques actuelles. Par exemple, on peut penser à

l'implantation de barrages hydroélectriques ou au retrait de la végétation riparienne, qui vont entraîner une modification des régimes thermiques naturels des cours d'eau (Brown et Krygier, 1970; Holtby, 1988; Malcolm et al., 2004; Olden et Naiman, 2010).

De même, les modifications et le réchauffement climatiques tels que nous les connaissons en ce moment et selon les prévisions futures actuelles entraîneront des modifications des régimes thermiques aquatiques naturels. En effet, une hausse des températures atmosphériques globales de 0.2 °C par décennie est prévue dans la plupart des scénarios de réchauffement climatique élaborés jusqu'à maintenant et il est prévu que les températures atmosphériques connaîtront une hausse entre 1.8 °C et 4 °C en 2090 - 2099 par rapport aux températures de 1980 - 1999 (Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2007). La température de l'eau est liée fortement à la température de l'air environnante et habituellement une hausse des températures aériennes induit une hausse des températures aquatiques selon un patron assez similaire (Schindler, 1997), ainsi les régimes thermiques actuels seront donc modifiés par les changements climatiques.

1.1.3 Variations journalières

En général, la température de l'eau dans un système connaît des variations à grande échelle, par exemple au niveau saisonnier, mais aussi à plus petite échelle, puisque les températures varient d'une journée à l'autre (Caissie, 2006). Toutefois, la température de l'eau, notamment en rivière, connaît aussi des variations à l'intérieur même d'une journée, en général les températures sont les plus fraîches au lever du soleil et les plus chaudes vers le milieu ou la fin d'après-midi (Caissie, 2006). Le régime thermique d'une rivière, incluant les températures moyennes quotidiennes et les fluctuations journalières, lui est caractéristique et peut varier

beaucoup entre certaines rivières en fonction de nombreux paramètres, tels le volume d'eau dans la rivière, le débit et la vitesse du courant, l'emplacement géographique, l'utilisation du bassin versant, le couvert riparien et le type de substrat (Schindler, 1997; Johnson, 2004; Malcolm et al., 2004; Caissie, 2006). Ainsi, les températures enregistrées en saison estivale peuvent varier de moins de 3 °C à l'intérieur d'une journée dans certaines rivières (Lynch et al., 1984), mais des variations pouvant atteindre 10 °C dans la même journée (Malcolm et al., 2004) et même aller jusqu'à plus de 15 °C sont enregistrées dans d'autres (Lynch et al., 1984).

Étant donné que la température de l'eau est d'une grande importance pour les poissons et étant donné les nombreuses sources potentielles pouvant entraîner une modification des régimes thermiques actuels, il est de grande importance de pouvoir évaluer et quantifier les effets des températures et des régimes thermiques actuels sur les réponses physiologiques de poissons provenant de différentes rivières tout comme il est crucial de pouvoir évaluer si les poissons pourront s'adapter à une modification des températures en milieu naturel (Eaton et Scheller, 1996; Langan et al., 2001; Lessard et Hayes, 2003; Malcolm et al., 2004).

1.1.4 Impacts sur les coûts bioénergétiques

De nombreuses études ont été menées afin d'évaluer comment différentes valeurs de températures affectent les besoins énergétiques de différentes espèces de poisson. En général, les taux de croissance ou les taux métaboliques (standard ou d'activité) ont été évalués afin d'estimer comment la température affecte les coûts énergétiques des poissons. Plusieurs de ces études ont été menées à des températures qui étaient gardées constantes dans le temps (Fry et Hart, 1948; Brett, 1956; Elliott et al., 1995; Elliott et Hurley, 1997; Grøttum et Sigholt, 1998). Étant donné qu'en milieu naturel les poissons font en général face à des fluctuations journalières

de température, les études menées sur des poissons acclimatés à température constante pourraient ne pas représenter de façon adéquate les réactions physiologiques de ces poissons en milieu naturel (Hokanson et al., 1977; Reynolds et Casterlin 1979b; Malcolm et al., 2004; Meeuwig et al., 2004; Imholt et al., 2011).

Certains auteurs ont évalué si les taux de croissance étaient modifiés par la présence de fluctuations journalières de température comparativement aux résultats obtenus sur des poissons faisant face à des températures gardées constantes (Hokanson et al., 1977; Biette et Geen, 1980; Jobling, 1997; Dickerson et Vinyard, 1999; Meeuwig et al., 2004; Geist et al., 2010; Imholt et al., 2011). Les résultats provenant de ces études sont très variés et il ne se dégage pas de consensus quant à savoir si les fluctuations journalières de températures accélèrent (Biette et Geen, 1980), ralentissent (Imholt et al., 2011) ou même n'ont pas d'effet (Dickerson et Vinyard, 1999) sur les taux de croissance et ce, même chez des espèces étant très proche. Hokanson et al. (1977) ont établi que la croissance semble réduite par des fluctuations journalières de température lorsque la température moyenne est supérieure à l'optimum thermique d'une espèce, mais semble être accélérée à des températures en moyenne sous l'optimum.

Chez les poissons, des mécanismes de compensation peuvent modifier les impacts de la température sur les taux de croissance. Par exemple, les taux de consommation ou de digestion peuvent être réduits en présence de températures suboptimales et accélérés au retour de températures optimales permettant une absorption maximale des nutriments (Brett, 1971; Biette et Geen, 1980; Elliott, 1991; Dickerson et Vinyard, 1999). De même, les poissons ayant un métabolisme plus élevé consomment plus de l'énergie provenant de l'alimentation pour maintenir leurs fonctions physiologiques que des poissons dont le métabolisme est plus faible, laissant moins d'énergie disponible pour la croissance (Warren et Davis, 1967). L'étude des

taux métaboliques des poissons pourrait permettre d'évaluer plus précisément les impacts des fluctuations journalières de température sur les coûts énergétiques, puisque la température a une influence directe sur les taux métaboliques (Fry, 1971) et qu'ils sont les premiers processus physiologiques auxquels l'énergie provenant de l'alimentation est octroyée puisqu'ils assurent le maintien de l'organisme (Brett et Grove, 1979).

À notre connaissance, peu d'auteurs ont évalué les impacts des fluctuations journalières de température directement sur le métabolisme standard. Beauregard et al. (2013) ont trouvé que chez des tacons de saumon Atlantique (*Salmo salar*), le taux métabolique standard est augmenté par les fluctuations journalières de température ($20\text{ °C} \pm 2.5\text{ °C}$) comparativement à des tacons maintenus à une température constante (20 °C), ce qui signifie que les modèles développés sur des tacons maintenus à des températures constantes sous-estiment les coûts énergétiques de tacons faisant face à des fluctuations journalières de température en milieu naturel. Toutefois, cette dernière étude a évalué le métabolisme de tacons de saumon Atlantique provenant d'une seule rivière et soumis à différents régimes thermiques d'une seule valeur moyenne de température. Les réponses métaboliques de tacons de la même espèce, mais acclimatés à d'autres valeurs de température ou provenant de différentes rivières, pourraient différer de celles évaluées par Beauregard et al. (2013), ce sur quoi le présent projet se penche.

1.2 Variations intra-spécifiques des réponses physiologiques

1.2.1 Température d'acclimatation

Les réponses physiologiques des poissons face à différentes conditions environnementales peuvent varier entre les individus d'une même espèce. La température

d'acclimatation pourrait avoir une influence sur ces réponses, par exemple. En effet, les limites thermiques critiques minimales et maximales chez différentes espèces de poissons changent en fonction de la température à laquelle ont été acclimatés les individus (Brett, 1956; Elliott, 1991). De même, il semblerait que les taux de croissance soient affectés différemment selon la température moyenne à laquelle les fluctuations de température ont lieu. Ainsi, à des températures près de l'optimum thermique, les fluctuations auraient peu ou pas d'effet sur les taux de croissance comparativement aux taux de croissance de poissons maintenus à des températures constantes de même moyenne (Jobling, 1997), mais lorsque les températures fluctuent sous ou au-dessus de l'optimum, les taux de croissance seraient respectivement augmentés ou diminués par ces fluctuations journalières de température (Hokanson et al., 1977; Jobling, 1997). Tout dépendant de la température moyenne à laquelle sont acclimatés les poissons, l'évaluation des effets des fluctuations journalières de température pourrait mener à des conclusions différentes.

1.2.2 Historique thermique

À l'intérieur même de certaines populations, les individus d'une même espèce peuvent présenter un métabolisme différent lié, entre autres, à des différences dans les stratégies de vie (McCarthy, 2000; Morinville et Rasmussen, 2003), l'utilisation de l'habitat (Rouleau et al., 2010) ou les niveaux de dominance (Metcalf et al., 1995; Cutts, 2002) et lorsque les individus font face à des conditions environnementales similaires, leurs réponses métaboliques diffèrent (Rouleau et al., 2010).

Puisqu'à l'intérieur même d'une population, les réponses métaboliques peuvent différer, on peut supposer que les réponses métaboliques d'individus provenant de rivières dont les

régimes thermiques différent ne présenteront pas les mêmes réponses métaboliques lorsqu'ils sont soumis aux mêmes conditions, les réponses optimales survenant lorsque les conditions sont le plus similaires à celles trouvées dans le milieu d'origine, par exemple (Venables et al., 1977). Des différences dans certaines réponses physiologiques, tels le taux de survie (Hubbs, 1964), la croissance (Jonsson et al., 2001) ou le métabolisme de routine (Venables et al., 1977; Galarowicz et al., 2003), ont été observées entre populations provenant de milieux dont les régimes thermiques différent. Bien que, dans certains cas, les différences entre populations n'ont pu être expliquées entièrement par la présence de différentes températures moyennes dans les milieux d'origine, il semble bien que l'historique thermique des individus influence leurs réponses physiologiques à différentes températures. À l'opposé, Lahti et al. (2002) ont observé une relation inverse à celle attendue entre le taux métaboliques standard de truite brune (*Salmo trutta*) et la latitude. Dans ce dernier cas, il semble que d'autres différences environnementales aient pu influencer la réponse métabolique entre populations (Lahti et al., 2002). Toutefois, encore peu d'études ont abordé la question des variations de métabolisme standard entre populations d'une même espèce issues de milieux présentant différents régimes thermiques et soumis à des conditions similaires (Garland et al., 1991; Lahti et al., 2002).

1.3 Métabolisme

Chez les poissons, le métabolisme est en général considéré à trois niveaux, soit le métabolisme standard, le métabolisme de routine et le métabolisme d'activité (Beamish, 1964a; Fry, 1971). Le métabolisme standard, aspect étudié dans le projet présenté ici, correspond au métabolisme de base nécessaire pour le maintien des fonctions physiologiques de base d'un poisson, en l'absence d'activité spontanée (Beamish, 1964a; Fry, 1971; Brett et Grove, 1979).

Le métabolisme de routine correspond quant à lui au métabolisme moyen de poissons dont la seule activité est spontanée (activité aléatoire, sans stimuli extérieurs), tandis que le métabolisme d'activité correspond au métabolisme maximal de poissons en situation de nage soutenue (Fry, 1971).

1.3.1 Métabolisme standard

L'étude du métabolisme standard pourrait permettre d'évaluer de façon directe comment les variations journalières de températures influencent les besoins énergétiques des poissons. En effet, une hausse ou une baisse de la température de l'eau entraîne une variation du métabolisme standard dans le même sens (Fry, 1971). La masse a également un effet sur le métabolisme des poissons. En général, les équations présentant le métabolisme des poissons sont de forme allométrique :

$$Y = aM^b ; \quad (\text{eq. 2})$$

Où Y est le taux métabolique, M est la masse du poisson et les constantes a et b sont des facteurs propres à chaque espèce (Fry, 1971; Brett et Grove, 1979). En général, le ratio taux métabolique par rapport à la masse baisse avec l'augmentation de la masse du poisson et la constante b se trouve souvent autour de 0.8 (Fry, 1971) ou 0.86 (Brett et Grove, 1979), bien que certains auteurs aient également déterminé des valeurs plus basses ou plus hautes chez certaines espèces (Fry, 1971; Nelson et Chabot, 2011). En fait, comme cette valeur est propre à chaque espèce et change en fonction du stade de vie étudié, il est plus approprié de déterminer une valeur propre à chaque espèce plutôt que d'utiliser une valeur générale pour l'ensemble des espèces (Fry, 1971; Brett et Grove, 1979; Nelson et Chabot, 2011).

1.3.2 Modèles de métabolisme standard

Afin de prédire de manière adéquate les besoins énergétiques et la croissance possible de différentes espèces de poissons, les paramètres (taux métaboliques, taux d'alimentation et autres) à inclure dans les modèles bioénergétiques doivent être estimés le plus précisément possible (Bajer et al., 2003). Les modèles de métabolisme standard, où les effets de la masse du poisson et de la température de l'eau sont pris en compte, pourraient permettre de prédire de façon plus précise les valeurs de métabolisme standard à inclure dans les modèles bioénergétiques (Herrmann et Enders, 2000; Enders et al., 2006). Étant donné l'absence de modèle de métabolisme standard pour certaines espèces de poissons, certains auteurs se basent sur les modèles de métabolisme standard établis pour des espèces phylogénétiquement proches (Enders et Scruton, 2005). Toutefois, les modèles de métabolisme développés pour une espèce donnée ne devraient pas être appliqués pour estimer le métabolisme d'autres espèces, puisque les prédictions d'un modèle pour une espèce n'estiment pas adéquatement le métabolisme d'autres espèces (Trudel et al., 2004; Trudel et Welch, 2005; Enders et Scruton, 2005). De même, en général, les modèles de métabolisme standard développés sur d'autres espèces ont évalué le métabolisme de poissons acclimatés à des températures constantes (e.g., Trudel et Welch, 2005; Enders et al., 2006), ce qui pourrait avoir influencé les réponses métaboliques estimées. Jusqu'à maintenant, il semble qu'aucun modèle de métabolisme standard pour le saumon Atlantique n'ait été développé sur des individus soumis à différentes conditions environnementales (dont la température de l'eau) (Enders et Scruton, 2005). De plus, tel que mentionné précédemment, encore aucun modèle n'a été développé sur des individus de cette espèce acclimatés à des températures fluctuantes journalières. Le développement d'un modèle de métabolisme standard sur des individus soumis à des régimes thermiques semblables à ceux

trouvés dans leur milieu d'origine pourrait permettre de mieux évaluer les besoins énergétiques de différentes populations de saumon Atlantique dans leur milieu d'origine.

1.3.3 Capacité aérobique

La capacité aérobique chez les poissons, qui correspond à la différence entre les taux métabolique standard et d'activité, permet de déterminer la quantité d'énergie pouvant être dépensée par un individu sans avoir recours à un métabolisme anaérobique (Fry, 1971). Plus le taux métabolique standard d'un individu, donc son taux de consommation d'oxygène pour maintenir les fonctions physiologiques de base, est faible par rapport au taux d'activité, plus grande est la quantité d'énergie aérobique disponible. Une grande capacité aérobique maximise la quantité d'énergie pouvant être allouée à chacun des compartiments métaboliques, tels la respiration, la croissance, l'alimentation et la locomotion. Ainsi, Cutts et al. (2002) stipulent que plus grande est la capacité aérobique d'un poisson, le moins sera-t-il limité dans son comportement, puisque celle-ci permettra au poisson d'avoir l'énergie nécessaire pour répondre à plusieurs besoins métaboliques simultanément, sans atteindre la limite supérieure de métabolisme aérobique. Lorsque la limite supérieure aérobique est atteinte, les poissons doivent avoir recours à un métabolisme anaérobique afin de maintenir leurs fonctions physiologiques de base (Pörtner et Knust, 2007; Breau et al., 2011) et leur survie dépend du temps durant lequel ce métabolisme anaérobique peut être maintenu (Pörtner et Knust, 2007).

La température joue un rôle prépondérant dans la détermination de la capacité aérobique des poissons et l'atteinte de températures suboptimales entraîne une baisse de cette capacité qui tend à devenir nulle lorsque certaines températures critiques sont atteintes (Pörtner, 2001; Pörtner et Knust, 2007; Breau et al., 2011). Ainsi, lorsque ces températures critiques sont

atteintes, les poissons ne peuvent augmenter leur taux métabolique standard à un plus haut niveau et doivent alors avoir recours à un métabolisme anaérobique pour maintenir leurs fonctions physiologiques de base. En laboratoire, l'atteinte d'un plateau dans le taux métabolique standard malgré une hausse des valeurs de température peut indiquer le recours à un métabolisme anaérobique (Breau et al., 2011).

Le recours à un métabolisme anaérobique entraîne une réduction des réserves énergétiques anaérobiques, tel le glycogène musculaire, et une accumulation de sous-produits de respiration anaérobique, tel le lactate musculaire et sanguin (Heath et Pritchard, 1965; Breau et al., 2011), qui sont également des indicateurs de stress chez les poissons (Grutter et Pankhurst, 2000). Suite aux épisodes de respiration anaérobique, les réserves de glycogène doivent être restaurées et le lactate métabolisé, ce qui peut prendre jusqu'à des heures; la capacité d'utilisation d'un métabolisme anaérobique du poisson est donc limitée par la vitesse à laquelle ces processus se produisent (Goolish, 1991).

1.4 Respirométrie par débit-intermittent

1.4.1 Concept

En général, le métabolisme des poissons est évalué en mesurant leur consommation d'oxygène bien que d'autres méthodes, telles la mesure d'excrétion du dioxyde de carbone ou la mesure de la baisse des métabolites chez des poissons affamés, peuvent aussi être utilisées (Beamish, 1964a; Fry, 1971; Nelson et Chabot, 2011). La conversion de molécules tels les glucides, lipides ou autres en énergie utile (adénosine triphosphate : ATP), qui est essentielle au maintien des fonctions physiologiques des poissons nécessite l'utilisation de molécules

d'oxygène. Ainsi, la mesure des taux de consommation en oxygène permet d'estimer les taux métaboliques des poissons et donc d'évaluer leurs dépenses énergétiques dans différentes situations (Nelson et Chabot, 2011).

Il existe différentes méthodes, utilisées principalement en laboratoire, pour mesurer la consommation en oxygène des poissons. La méthode de respirométrie en système fermé consiste à mesurer la déplétion en oxygène de l'eau, correspondant au taux de consommation d'oxygène du poisson, dans une chambre respirométrique hermétiquement close contenant l'animal (Humboldt et Provencal, 1809 (dans Steffensen, 1989)). La méthode de respirométrie en circuit ouvert mesure la consommation en oxygène en évaluant la différence de concentration en oxygène à l'entrée et à la sortie de la chambre respirométrique où l'eau circule librement, tout en tenant compte de la vitesse du courant d'eau circulant dans la chambre (Keys, 1930). La méthode de respirométrie par débit-intermittent, méthode utilisée dans le cadre du présent projet, combine les deux méthodes précédentes en alternant des cycles de respirométrie en système fermé suivis de cycles en système ouvert où de l'eau provenant de l'extérieur du système est introduite (Steffensen, 1989). Il est ainsi possible de mesurer la déplétion en oxygène dans la chambre respirométrique lors du cycle en système fermé, mais aussi d'assurer un renouvellement de l'eau dans la chambre respirométrique lors du cycle en système ouvert (Steffensen, 1989).

1.4.2 Avantages de la méthode de respirométrie par débit-intermittent

La méthode de respirométrie par débit-intermittent présente plusieurs avantages et évite certains des risques d'erreurs associés à d'autres méthodes. En effet, il est possible d'effectuer des mesures précises de consommation d'oxygène sur de courtes périodes de temps (minutes)

répétées sur de longues périodes (jusqu'à des jours), étant donné que l'eau dans les chambres respirométriques est renouvelée à des intervalles de temps constants tout au long de l'expérimentation (Steffensen, 1989; Herrmann et Enders, 2000). Un stress lié à une accumulation de dioxyde de carbone ou d'autres métabolites dans la chambre respirométrique, comme cela peut être le cas avec la respirométrie en système fermé, peut donc être évité (Keys, 1930; Steffensen, 1989). Aussi, cette méthode évite les difficultés associées au fait d'avoir à corriger pour la vitesse de courant et ses possibles modifications dans la chambre respirométrique lors des calculs de consommation d'oxygène, tel que cela est nécessaire dans le cas de la respirométrie en système ouvert (Steffensen, 1989). En bref, tel que souligné par Herrmann et Enders (2000), la méthode de respirométrie par débit-intermittent combine à la fois la précision des mesures en système fermé et les avantages associés aux mesures en système ouvert sur de longues périodes de temps. La méthode de respirométrie par débit-intermittent, grâce aux mesures répétées plusieurs fois combinées à des sondes à oxygène de haute précision (par exemple des senseurs à fibre optique), permet d'augmenter la précision du modèle en s'assurant que les valeurs de consommation d'oxygène retenues représentent bien la consommation minimale du poisson; les mesures de consommation d'oxygène très élevées suite à une activité spontanée du poisson sont facilement observables et retirées des calculs par la suite (Clark et al., 2013). Les pompes permettant la circulation d'eau dans la chambre respirométrique peuvent être contrôlées de façon électronique, évitant au chercheur de manipuler le matériel respirométrique et de devoir rester dans la pièce au cours de l'expérimentation, réduisant ainsi les risques de stress associés aux bruits et mouvements dans le laboratoire (Steffensen et al., 1984, Clark et al., 2013).

1.4.3 Estimation du métabolisme standard

Chez les poissons, le métabolisme standard peut être mesuré sur des individus à jeûn (par exemple, non-nourri depuis au moins 24 heures; Seppänen et al., 2009), mais non-affamés (Nelson et Chabot, 2011), placés dans des chambres respirométriques dans des conditions environnementales le moins stressantes possibles (abri de la lumière directe, pas de mouvements brusques ou de bruits excessifs autour de la chambre, etc.). Les mesures doivent être prises à des intervalles de temps adéquats. En effet, le cycle de respirométrie en système fermé doit être suffisamment long pour observer une baisse du taux d'oxygène dans l'eau correspondant au taux de respiration du poisson, mais sans créer de situation d'hypoxie. De même, le cycle en système ouvert doit être suffisamment long pour permettre un renouvellement complet de l'eau dans le respiromètre. En général, puisque la consommation d'oxygène des poissons peut varier sur un cycle journalier (Brett et Zala, 1975; Steffensen, 1989), plusieurs auteurs recommandent d'effectuer les expérimentations sur une période couvrant près de 24 heures ou plus (Nelson et Chabot, 2011; Clark et al., 2013). Ainsi, au cours de chaque expérimentation, des cycles de respirométrie en circuits ouvert et fermé sont répétés alternativement un certain nombre de fois.

La pente correspondant à la baisse en oxygène de chaque cycle en circuit fermé est convertie en taux de consommation d'oxygène ($\text{mg O}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) en tenant compte du temps écoulé au cours de chaque cycle, de la masse du poisson et du volume d'eau dans le respiromètre. Par la suite, il existe de nombreuses façons d'estimer les taux métaboliques standard à partir de l'ensemble des taux de consommation estimés à chaque cycle en circuit fermé sur un poisson, entre autres par l'utilisation de percentiles ou de distributions de fréquence de ces taux de consommation (Nelson et Chabot, 2011; Clark et al., 2013). Un certain nombre des plus basses

consommations d'oxygène peut être considéré comme représentatif du métabolisme minimal (Nelson et Chabot, 2011; Clark et al., 2013). Au cours de la présente étude, pour estimer le métabolisme standard de chaque poisson étudié, nous avons retenu 10% des plus basses valeurs de consommation d'oxygène du poisson, une valeur utilisée dans de précédentes études (Hermann et Enders, 2000; Clark et al., 2013), et calculé la moyenne de celles-ci. La demande biologique en oxygène (BOD, $\text{mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) doit aussi être estimée et retirée des valeurs de consommation d'oxygène des poissons. Cette valeur correspond à la consommation en oxygène dans la chambre non-attribuable au poisson, mais causée par la respiration des bactéries et autres micro-organismes présents dans l'eau et sur les parois du respiromètre (Clark et al., 2013). Celle-ci peut être estimée en répétant les mesures de consommation d'oxygène sans poisson à l'intérieur des chambres respirométriques. Le retrait de la BOD des mesures de consommation d'oxygène permet d'estimer le taux d'oxygène consommé exclusivement par le poisson au cours de l'expérimentation.

1.5 Saumon Atlantique

Les tacons de saumon Atlantique ont été utilisés en tant que sujets d'étude dans le cadre du présent projet. Toutefois, les concepts étudiés dans ce projet sont applicables à d'autres espèces de poissons faisant face à des fluctuations journalières de température en milieu naturel. Ainsi, il serait intéressant d'identifier de quelle façon ces fluctuations influencent le métabolisme chez différentes espèces de poissons, puisque la réponse métabolique face à différentes conditions de température est spécifique à chaque espèce (Trudel et al., 2004; Trudel et Welch, 2005; Enders et Scruton, 2005).

Le saumon Atlantique est considéré en général comme une espèce anadrome, mais on trouve aussi des individus et des populations adoptant un mode de vie dit de résidents puisqu'ils complètent tout leur cycle de vie en eaux douces (Klemetsen et al., 2003). En Amérique du Nord, les populations anadromes sauvages s'étendent de la rivière Connecticut (Connecticut, États-Unis) à la baie d'Ungava (Québec, Canada) (Parrish et al., 1998), mais de nombreuses populations sont considérées comme présentant un risque d'extinction. Par exemple, 10 des 16 populations sauvages du Canada sont classées comme étant à statut préoccupant, menacé ou en danger et une autre est éteinte (COSEWIC, 2010).

Cette espèce présente différents stades de vie avant d'atteindre la maturité. En général, les alevins naissent au printemps et se nourrissent de leur sac vitellin pendant trois à huit semaines avant d'émerger du gravier où se trouvait leur nid et de commencer à s'alimenter de façon active (Aas et al., 2011). Par la suite, les alevins atteignent le stade de tacons, qui correspond à la période (entre un et huit ans) suivant le moment où ils quittent la zone du nid de frai et celui où ils deviennent saumoneaux, puis dévalent en eaux salées où ils atteignent le stade adulte (Mills, 1991; Aas et al. 2011). Après un à cinq ans en mer, les saumons adultes migrent vers leur rivière d'origine pour s'y reproduire et retournent par la suite en mer après un certain temps, variable selon les rivières (Aas et al. 2011). Chaque individu peut se reproduire plus d'une fois au cours de sa vie (Aas et al., 2011).

Au Canada, le saumon Atlantique est une espèce ayant une grande importance économique (Gardner Pinfold et ASF, 2011), mais elle est aussi importante au niveau culturel et en tant que sujet scientifique et éducatif (COSEWIC, 2010). De nombreux facteurs causent un déclin des populations, comme par exemple la pêche intensive, la modification ou l'obstruction des cours d'eau par l'installation de barrages ou autres, l'agriculture, la présence

d'espèces invasives ou les changements climatiques (COSEWIC, 2010). D'ailleurs, les températures de nombreuses rivières sont susceptibles d'atteindre des valeurs critiques pour cette espèce suite aux changements climatiques (Barnes et al., 2011; Jeong et al., 2012).

Le saumon Atlantique, comme la plupart des salmonidés, est une espèce tolérant peu les températures chaudes (Brett, 1956) et de nombreuses études ont évalué les valeurs de températures optimales, critiques et létales de l'espèce. Ainsi, il a été trouvé que les températures optimales pour la croissance se situent aux environs de 16 °C (Elliott, 1991; Elliott et Hurley, 1997), mais peuvent aller jusqu'à 20 °C pour certaines populations (Jonsson et al., 2001). Les tacons de saumon Atlantique cessent de s'alimenter lorsque les températures atteignent 22.5 °C, ce qui correspond également à limite thermique de croissance, et la température létale initiale supérieure se situe à près de 28 °C (Elliott, 1991; Elliott et Hurley, 1997). Lorsque les températures atteignent entre 22 – 24 °C et plus, les tacons cessent d'être territoriaux et se regroupent dans des endroits où l'eau est plus fraîche (Cunjak et al., 2005). Ceci serait expliqué par le fait qu'à ces températures la capacité aérobie maximale est atteinte et les tacons doivent alors avoir recours à un métabolisme anaérobie pour maintenir leurs fonctions physiologiques (Breau et al., 2011). Les salmonidés sont parmi les espèces de poissons les plus sensibles à une déficience en oxygène dissous (Doudoroff et Shumway, 1970). On peut donc croire que les individus tenteront d'éviter le plus possible d'avoir recours à un métabolisme anaérobie.

1.6 Objectifs et hypothèses

L'objectif principal du présent projet a été d'évaluer si la réponse métabolique standard de tacons de saumon Atlantique aux fluctuations journalières de température, tel que cela peut être rencontré en milieu naturel, diffère de celle mesurée sur des tacons acclimatés à des

températures gardées constantes, tel que cela a été fait lors de précédentes études. Plus précisément, l'objectif a été d'évaluer si les températures d'acclimatation et l'historique thermique des individus étudiés peuvent influencer la réponse aux fluctuations journalières de température.

Les objectifs spécifiques ont été d'évaluer si cette réponse aux fluctuations journalières de température change 1) selon que les poissons sont acclimatés à des températures près de leur optimum ou près de la valeur critique supérieure pour leur croissance ou 2) selon que les poissons proviennent d'une rivière où les températures de l'eau en été sont relativement fraîches ou plus chaudes. Afin de répondre à ces objectifs, nous avons estimé et comparé le taux métaboliques standard de tacons de saumon Atlantique provenant de deux rivières dont les régimes thermiques estivaux diffèrent et acclimatés à différents régimes thermiques. Les températures estivales moyennes enregistrées dans la rivière Cascapédia se situent autour de 15 °C, une valeur près de l'optimum thermique de croissance connu pour l'espèce (16 °C, Elliott, 1991; Elliott et Hurley, 1997). À l'opposé, les températures enregistrées dans la rivière Ouelle sont en moyenne beaucoup plus élevées à la même période. Elles présentent des fluctuations journalières très larges et atteignent ou dépassent parfois des seuils critiques où l'espèce cesse de s'alimenter (22.5 °C, Elliott, 1991; Elliott et Hurley, 1997) et des valeurs pouvant entraîner un recours à un métabolisme anaérobie chez des tacons de cette espèce (24 °C, Breau et al., 2011). Les tacons des deux rivières ont été acclimatés à différents régimes thermiques constants et fluctuants, soit des régimes constants de 15 °C et 20 °C (variations de moins de ± 0.5 °C autour de cette moyenne) et fluctuants de façon journalière (± 2.5 °C) de mêmes valeurs moyennes.

L'hypothèse liée au premier objectif est que, tel que suggéré par des études précédentes portant sur la croissance (Hokanson et al., 1977; Jobling, 1997), les fluctuations de température auront peu ou pas d'effet lorsque les fluctuations ont lieu à des températures près de l'optimum (15 °C). Par contre, à des températures plus chaudes (20 °C), les fluctuations de température devraient induire une hausse du métabolisme standard comparativement au métabolisme de tacons acclimatés à des températures constantes, comme cela a été démontré par Beauregard et al. (2013). Une différence dans les réponses métaboliques aux fluctuations journalières de température en fonction de la température d'acclimatation indiquerait que les résultats d'études portant sur le métabolisme de poissons acclimatés à une seule température moyenne ne sont pas généralisables au métabolisme de poissons de la même espèce acclimatés à d'autres températures.

L'hypothèse liée au second objectif est que la réponse métabolique aux fluctuations journalières de température variera selon la provenance des tacons, puisque ceux-ci présentent différents historiques thermiques, mais que cette différence de réponse sera également influencée par la température moyenne à laquelle sont acclimatés les tacons. En fait, il semble que la présence de grandes fluctuations de température ou d'événements climatiques extrêmes dans leur milieu d'origine permette à des populations d'avoir une meilleure survie ou une meilleure performance métabolique en conditions suboptimale, comparativement à des populations dont les conditions du milieu d'origine sont moins exigeantes (Hubbs, 1964; Venables, 1977). Ainsi, les tacons de saumon Atlantique provenant d'une rivière avec des températures estivales chaudes et présentant d'importantes fluctuations journalières devraient présenter une meilleure performance métabolique que des tacons d'une rivière plus fraîche et dont les fluctuations journalières de température sont moins larges, lorsqu'ils font face à des

fluctuations journalières de températures chaudes. Les taux métaboliques de tacons de saumon Atlantique de la rivière Ouelle devraient donc être augmentés par les fluctuations journalières de température autour d'une moyenne de 20 °C, mais à un degré moindre que pour les tacons de la rivière Cascapédia. Toutefois, à des températures en moyenne de 15 °C, il y aurait peu ou pas de différence dans le taux métabolique standard des tacons des deux populations, puisque les températures se situent près de l'optimum thermique de l'espèce. Une différence dans la réponse métabolique à des mêmes conditions de température selon la rivière d'origine des poissons indiquerait que les réactions métaboliques estimées sur des individus d'une population ne sont pas généralisables aux réactions métaboliques d'individus d'autres populations provenant de milieux dont les régimes thermiques diffèrent.

Enfin, le dernier objectif spécifique a été de 3) quantifier la réponse métabolique de poissons soumis à des fluctuations journalières de température à l'aide d'un modèle de métabolisme standard. Un modèle de métabolisme standard pour des tacons de saumon Atlantique soumis à des régimes thermiques similaires à ceux présents dans leur milieu d'origine permettra de prédire les taux métaboliques standard de tacons de cette espèce à différentes températures et comment un changement dans les températures va influencer la réponse métabolique.

La section suivante présente, sous forme d'article scientifique, les réponses à ces objectifs.

Contribution de l'auteur et des coauteurs

En tant que premier auteur de l'article suivant, j'ai effectué la recherche de littérature préliminaire, élaboré et mis en place le protocole pour répondre aux objectifs du projet. J'ai participé à la récolte des spécimens sur le terrain et conduit les expériences de respirométrie en laboratoire. J'ai également effectué le traitement, l'analyse et l'interprétation des données, la rétrospective de littérature liée à la rédaction et rédigé le manuscrit. Les coauteurs, Eva Enders et Daniel Boisclair, m'ont guidée dans l'élaboration du protocole et à toutes les étapes du projet. Ils ont également contribué financièrement au projet et ont révisé de façon approfondie le manuscrit.

Effects of daily temperature fluctuations on Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) standard metabolic rate: Influence of temperature acclimation and thermal history

Hélène Oligny-Hébert¹, Eva C. Enders² and Daniel Boisclair¹

¹ Université de Montréal, Département des Sciences Biologiques, C.P. 6128, succursale Centre-Ville, Montréal, QC, Canada, H3C 3J7

² Fisheries and Oceans Canada, Freshwater Institute, 501 University Crescent, Winnipeg, MB, Canada, R3T 2N6

Introduction

Bioenergetics models are used to evaluate fish energy requirement and allocation among various physiological processes like metabolism (respiration), egestion, excretion and growth (Warren and Davis, 1967). Water temperature is considered to be one of the most important physical factors in the environment of aquatic organisms (Reynolds and Casterlin, 1979a; Claireaux and Lagardère, 1999), and has long been recognized to play a determinant role on the bioenergetics of ectotherms like fish (Brett, 1971; Wehrly et al., 2007; Aas et al., 2011). The effect of water temperature on fish growth and metabolic rates has been widely studied. The majority of these studies were conducted on fish acclimated to water temperatures that were kept constant for days or weeks prior to measurements of physiological rates (Hokanson et al., 1977; Elliott et al., 1995; Elliott and Hurley, 1997; Claireaux and Lagardere, 1999; Enders et al., 2006). However, in natural environments, fish often experience daily water temperature fluctuations. For instance, fish in lakes can experience daily water temperature fluctuations as a consequence of vertical migrations performed to feed or to avoid predators (Diana, 1983; Clark and Levy, 1988; Bevelhimer and Adams, 1993; Bertolo et al., 2011). Fish also experience fluctuations of water temperature in rivers and streams (Malcolm et al., 2004; Wehrly et al., 2007; Imholt et al., 2011). During summertime, water temperature in streams can fluctuate daily by less than 3 °C (Lynch et al., 1984), up to 10 °C (Malcolm et al., 2004) or even 15 °C (Lynch et al., 1984) depending on the stream or watershed physical characteristics. A number of studies have suggested that physiological rates estimated at a specific constant water temperature may differ from those estimated when water temperature fluctuates around, and averages, this specific water temperature (Reynolds and Casterlin, 1979b; Malcolm et al., 2004; Meeuwig et al., 2004; Imholt et al., 2011). Consequently, physiological rates estimated during experiments

conducted under constant water temperatures may not adequately represent the physiological rates of fish inhabiting natural environments where they experience daily water temperature fluctuations of the same mean.

Studies evaluating the effects of daily fluctuations of water temperature on fish focused mostly on growth (Hokanson et al., 1977; Meeuwig et al., 2004; Imholt et al., 2011). Growth has been found to be enhanced (Biette and Geen, 1980), reduced (Meeuwig et al., 2004; Imholt et al., 2011), or unaffected (Dickerson and Vinyard, 1999) by daily fluctuations of water temperature. Hokanson et al. (1977) and Jobling (1997) hypothesized that the effect of daily fluctuations of water temperature on fish growth may depend on the proximity of the mean experimental water temperature to the optimal water temperature for the species studied. They noted that growth tended to be enhanced by daily water temperature fluctuations when the mean water temperature was below the optimal temperature for a species but reduced by such fluctuations when the mean temperature was above the optimal temperature. Physiological responses to daily temperature fluctuations estimated at one average temperature may therefore differ from those of fish acclimated to another average temperature.

A number of physiological (e.g., standard metabolism, digestion rate) or behavioural (e.g., propensity to swim, swimming speed, complexity of swimming pattern) mechanisms that are affected by water temperature, and that regulate fish energetic budget, may interact to determine how daily temperature fluctuations affect fish growth (Warren and Davis, 1967; Brett, 1971; Biette and Geen, 1980; Elliott, 1991; Tang et Boisclair, 1995; Dickerson and Vinyard, 1999). To date, very few studies have quantified the effects of daily temperature fluctuations on specific physiological or behavioural mechanisms (Lyytikäinen and Jobling, 1998). The standard metabolism, known as the minimal metabolic rate needed to maintain the physiological

functions of an unfed and resting fish (Fry, 1971; Tytler and Calow, 1985; Cutts et al., 2002), has long been recognized to be strongly affected by water temperature (Fry, 1971). To our knowledge, standard metabolic rate has rarely been estimated for fish experiencing daily fluctuations of temperature.

Beauregard et al. (2013) recently showed that the standard metabolic rate of Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) is up to 34% higher for parr acclimated to a daily fluctuating thermal regime ($20\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$) compared to parr acclimated to a constant thermal regime of the same mean temperature ($20\text{ }^{\circ}\text{C}$). It is worth noting that these experiments were conducted above, or near, the optimal water temperature for growth (approx. $16\text{ }^{\circ}\text{C}$ and up to $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ in some populations: Elliott, 1991; Elliott and Hurley, 1997; Jonsson et al., 2001), and near the upper limit for feeding ($22.5\text{ }^{\circ}\text{C}$: Elliott, 1991; Elliott and Hurley, 1997), for the species studied. While informative, this study was conducted on parr collected from one river and maintained at one average acclimation temperature. Whether or not parr originating from rivers possessing different thermal regimes, and henceforth, having different thermal histories (Dickerson and Vinyard, 1999), would respond similarly to daily fluctuations of water temperature is not known. Among-population variations of the response of routine metabolism (Venables et al., 1977; Galarowicz et al., 2003), and growth rate (Jonsson et al., 2001), to water temperature, suggest that populations of a given species may not react similarly to daily temperature fluctuations. Few studies have evaluated the effects of different thermal regimes in their environment of origin on among-population differences in standard metabolic rate (Garland and Adolph, 1991; Lahti et al., 2002), and none focussed on the effects of daily fluctuations of water temperature.

To date, most metabolic rate models were developed using fish acclimated to constant temperatures (e.g., Grøttum and Sigholt, 1998; Trudel and Welch, 2005; Enders et al., 2006). By developing models assessing the energetics response of a specific fish species to different water temperatures when they are maintained under thermal regimes similar to those found in natural environments, we may also be able to estimate adequately standard metabolic rates of fish under natural conditions.

The general objective of this study was to test the hypothesis that daily fluctuations in water temperature have an effect on the standard metabolism of Atlantic salmon parr but that this effect may vary a) with the mean water temperature and b) with the thermal regime found in the rivers from which fish originate. The specific objectives of the study were to: 1) compare the influence of daily temperature fluctuations on the standard metabolic rate of fish held near their optimal temperature for growth to that near their upper thermal limit for growth; 2) assess the metabolic responses to daily temperature fluctuations of fish originating from rivers having different thermal regimes; and 3) develop a standard metabolic rate model for Atlantic salmon parr acclimated to daily temperature fluctuations.

Material and methods

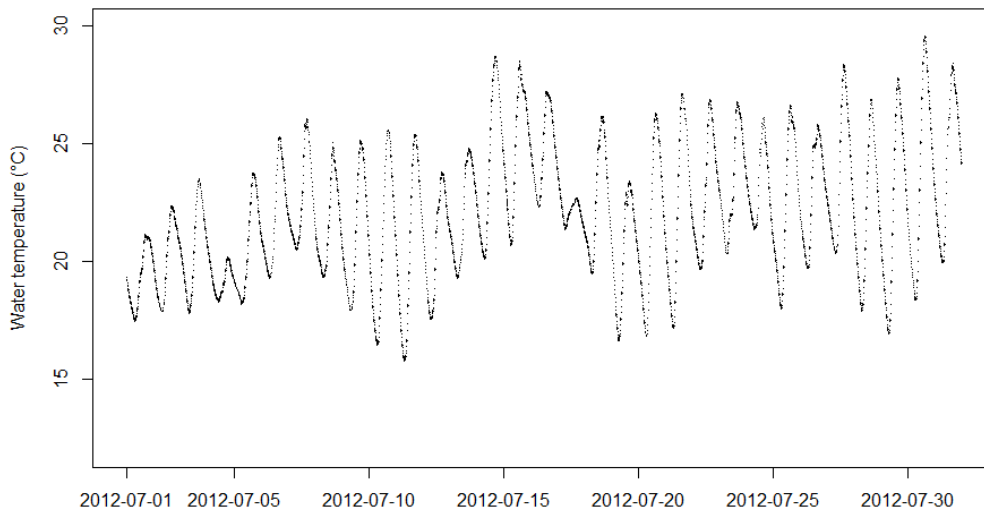
Study fish: Atlantic salmon parr

We achieved our objectives by conducting respirometry experiments designed to estimate the standard metabolic rate of Atlantic salmon parr originating from two rivers of Quebec, Canada: the Ouelle (Lower St-Lawrence region, 47°26'00''N, 70°01'00''W) and the Cascapedia (Gaspé Peninsula region, 48°11'12''N, 65°54'44''W) rivers.

These rivers were selected because their summer temperatures differ greatly. Summer water temperatures in the Ouelle River (Figure 1a) are above the optimal temperature for Atlantic salmon parr growth and show large daily fluctuations (mean daily water temperature in July 2012: 22.1 °C, mean and maximal daily fluctuation in July 2012: ± 3.9 °C and ± 5.6 °C; A. Daigle and A. St-Hilaire, INRS-ETE, Québec, unpublished data). In contrast, summer water temperatures in the Cascapedia River (Figure 1b) remain close to optimal levels for Atlantic salmon parr growth and daily temperature fluctuations are smaller than in the Ouelle River (mean daily temperature in July 2012: 16.0 °C, mean and maximal fluctuations of temperature: ± 1.4 °C and ± 2.3 °C; present study).

Atlantic salmon parr were collected by electrofishing at four sites in the Ouelle River (June 2011) and one site in the Cascapedia River (beginning of July 2011, beginning of June 2012) and transported to the Laboratoire Régional de Recherche en Sciences Aquatiques (LARSA, Université Laval, Quebec, Canada).

a)



b)

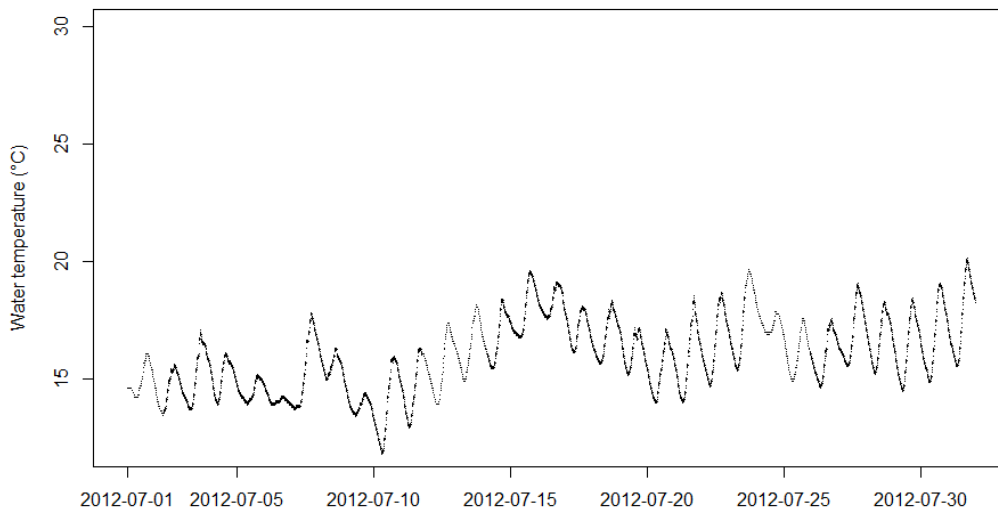


Figure 1: Water temperatures registered in the (a) Ouelle and (b) Cascapedia rivers in July 2012, temperatures were recorded each 15 min using HOBO Pendant Temperature/Light Data loggers (Onset, MA, United States). Sources of data: (a) A. Daigle and A. St-Hilaire, INRS-ETE, (b) present study.

Experimental setup

The experimental setup at LARSA consisted of two (2012) to four (2011) acclimation tanks (615 L-750 L) and one experimental tank (1000 L) containing four respirometers. Tanks were filled with dechlorinated, filtered and UV sterilised tap water. Water temperature in tanks was monitored by thermal sensors (Precision Centigrade Temperature Sensors, precision ± 0.05 °C, National Semiconductor) and controlled (different proportions of cold and hot water inputs) to produce four regimes of water temperature (two means: 15 °C and 20 °C, and two daily fluctuation patterns: “constant” ± 0.5 °C and “fluctuating” ± 2.5 °C). The four combinations of water temperature means and daily fluctuation patterns are hereafter referred to as “thermal regimes”. Under the fluctuating regimes, the minimum and maximum water temperatures were observed, respectively, between 4:00 h and 7:00 h and between 16:00 h and 19:00 h. Between 10:00 h and 13:00 h and between 22:00 h and 1:00 h, water temperature in the acclimation tanks of constant and fluctuating conditions of a given mean water temperature reached the same value (15 °C or 20 °C). Thermal regimes were selected such that different respirometry experiments could be conducted, at times, close to the optimal water temperature for Atlantic salmon growth and the mean water temperature recorded in the Cascapedia River in July and, at times, above the optimal water temperature for Atlantic salmon growth and close to the mean water temperature recorded in the Ouelle River in July. Water temperature in the experimental tank was monitored by the same thermal sensors, and controlled using the same approach, as with the acclimation tanks to produce the thermal regimes required for the respirometry experiments.

Upon their arrival at LARSA, fish were distributed, minimizing among-tank variations in mean fish mass, in two (2012) to four (2011) acclimation tanks. Fish were fed to satiation once a day around 10:00 h with thawed bloodworms (San Francisco Bay Brand® Sally’s Frozen

Bloodworms, Newark, CA). All fish were exposed to a 14h/10h day/night cycle. In 2011, Atlantic salmon parr from the Ouelle and Cascapedia rivers were acclimated to two thermal regimes: 15 °C - constant (Figure 2a) and 15 °C - fluctuating (Figure 2b). In 2012, Atlantic salmon parr from only one river, the Cascapedia River, were acclimated to the two other thermal regimes: 20 °C - constant (Figure 2c), and 20 °C - fluctuating (Figure 2d). Fish were acclimated to the thermal regimes for at least two weeks prior to the start of oxygen consumption measurements (Beamish, 1964b).

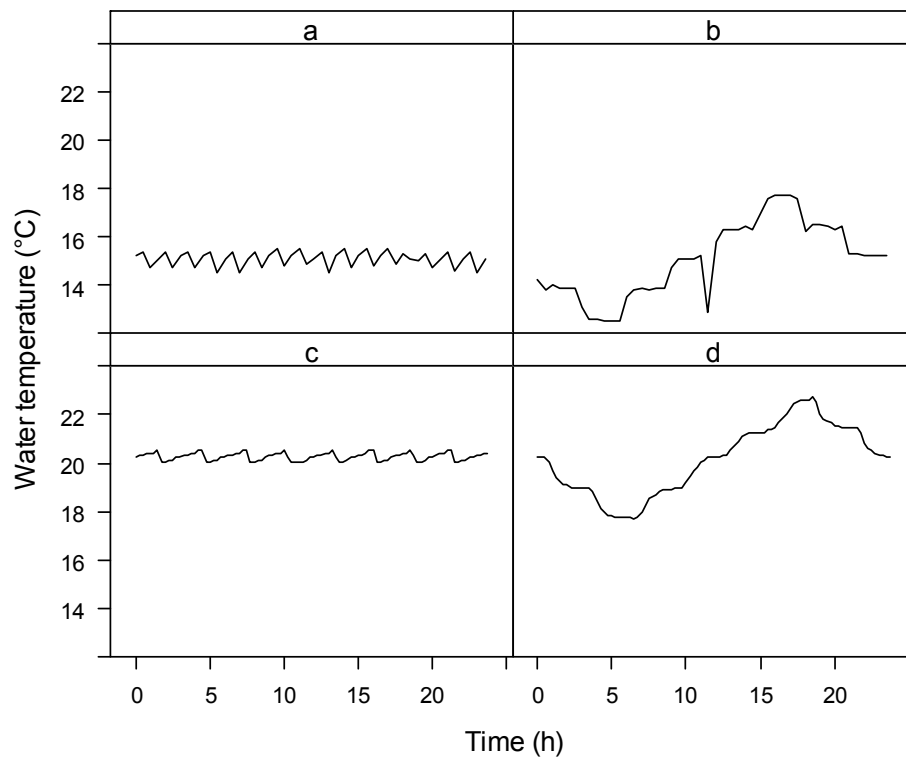


Figure 2: Water temperature recorded in the different acclimation tanks on July 18th, 2011 during (a) constant thermal regime (15 °C) and (b) daily fluctuating thermal regime (15 °C \pm 2.5 °C) and on July 27th, 2012 during (c) constant thermal regime (20 °C) and (d) daily fluctuating thermal regime (20 °C \pm 2.5 °C).

Experimental procedure

Standard metabolic rate of Atlantic salmon parr was estimated from the rate of oxygen depletion observed using intermittent-flow respirometry (Steffensen, 1989; see Beauregard et al. 2013 for a detailed description of the method used in this study). We used the DAQ-PAC-F4 package from LoligoSystems® (Tjele, Denmark) for the oxygen consumption measurements. Intermittent-flow respirometry was conducted using four respirometers that each consisted of a respirometry chamber (Plexiglass® tube, 3.2 cm inside diameter), holding an individual fish, connected to two pumps (Universal 1046, Eheim, Deizisau, Germany) and an adjacent probe chamber. Pumps were controlled by AutoResp software (version 2.0.1; Loligo Systems, Tjele, Denmark) to produce a suite of opened and closed water circulation phases in the chambers. An oxygen meter (OXY-4 mini, PreSens, Regensburg, Germany) coupled to four oxygen dipping probes measured and registered the oxygen concentrations in the four probe chambers at 1 Hz (DP-PSt3-L2.5-ST10-YOP; precision of $\pm 0.05 \text{ mg O}_2 \cdot \text{L}^{-1}$, PreSens, Regensburg, Germany).

An intermittent-flow respirometry experiment consisted of a suite of opened and closed water circulation phases in the respirometry chambers. During the opened circulation phase, the two pumps of each respirometer were activated. The ‘flush pumps’ allowed the entry of well-oxygenated water from the experimental tank into the chambers and the ‘recirculation pumps’ transferred water from the respirometry chambers to the probe chambers. During the closed circulation phase, only ‘recirculation pumps’ were activated, and no water or oxygen exchange with water outside of the chambers was possible. The oxygen depletion caused by fish and bacterial respiration was measured during this closed circulation phase. After a closed circulation phase of 5 - 15 min, ‘flush pumps’ were activated, pumping oxygenated water from the experimental tank into the chambers. The closed circulation phase lasted 15 min for the

experiments done at a mean water temperature of 15 °C and 5-10 min for the experiments done at a mean water temperature of 20 °C. A shorter closed phase for experiments done at 20 °C was used to avoid values of oxygen concentrations below 7.6 mg O₂·L⁻¹, a critical value that may negatively affect fish (Tang et al., 2000; Enders et al., 2003). Water temperature was monitored during the experiments by a temperature sensor (Pt-100 Platinum Resistance Thermometer, accuracy ± 0.15 °C, Pico Technology, St Neots, United Kingdom). Each respirometry experiment lasted 20 h and provided a minimum of 40 slopes of oxygen depletion per fish. At the end of each respirometry experiment, the biological oxygen demand (BOD) in each respirometer was estimated during 2 h using the same procedure than above to estimate oxygen depletion but without fish in the respirometry chamber. All data (date, hour, time elapsed, water temperature, oxygen concentration) were recorded by a computer using AutoResp 2.0.1.

A respirometry experiment is here defined as the complete suite of oxygen consumption measurements taken for an individual fish held in a respirometer. Fish were not fed for at least 24 h prior to the respirometry experiments. When all holding tanks were at the same temperature (15 °C or 20 °C at 10:00 h or 22:00 h), four fish (one for each respirometer) were randomly picked from the selected acclimation tank, anaesthetised, measured to the nearest 1 mm, weighed to the nearest 0.01 g and, after recovery from anesthesia, introduced into the respirometry chambers that were maintained at the same temperature than in the acclimation tank. Respirometry experiments were conducted under two respirometry strategies. The “constant temperature respirometry” strategy implied that water temperature in the experimental tank was held constant (same mean temperature than in the acclimation tank) over the complete duration of the respirometry experiment. The “fluctuating temperature respirometry” strategy implied

that water temperature in the experimental tank fluctuated daily to correspond to the same temperatures than in the acclimation tank from which the fish were taken to conduct the experiment. Constant temperature respirometry experiments were conducted with fish acclimated to constant and fluctuating thermal regimes and fluctuating temperature respirometry experiments were conducted only with fish acclimated to fluctuating thermal regimes.

We estimated the standard metabolic rate of Atlantic salmon parr with 20 to 27 respirometry experiments for each of nine treatments here defined as distinct combinations of thermal regimes, respirometry strategies, and rivers (Ouelle or Cascapedia) (Table I).

Data analyses

Oxygen depletion slopes obtained for a given respirometry experiment were converted into fish oxygen consumption rates using:

$$(1) C_R = (\Delta O_2 / \Delta t \cdot V_W) \cdot 60 - BOD$$

where C_R is the fish oxygen consumption rate ($\text{mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$), ΔO_2 is the slope of oxygen depletion ($\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{min}$), Δt (min) is the time elapsed during one closed phase (5, 10 or 15 min), V_W (L) is the volume of water in the chamber calculated as the volume of the chamber minus the volume of the fish (L), 60 is the number of minutes in one hour and BOD ($\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) is the mean biological oxygen demand rate (mean of 4 BOD estimated over 2 h after a respirometry experiment).

Standard metabolic rate of each fish subjected to the constant respirometry strategy (15 °C or 20 °C) was calculated as the mean of the fish oxygen consumption rates in the lowest 10%

of all fish respiration rates estimated during a given respirometry experiment (Herrmann and Enders, 2000). Standard metabolic rate of each fish subjected to the fluctuating respirometry strategy was calculated at 12.5 °C, 15 °C, 17.5°C, 20 °C, and 22.5 °C, as the lowest fish oxygen consumption rate at these respective temperatures (± 0.5 °C) during a given respirometry experiment.

Statistical analyses

The statistical analyses were done by combining the data collected under the present study with standard metabolic rate data for Atlantic salmon parr obtained by Beauregard et al. (2013) using the same experimental procedure. This combination increased from 9 to 12 the number of treatments tested under our analyses (Table I).

Standard metabolic rate under different thermal regimes

Comparisons of standard metabolic rate of Atlantic salmon parr acclimated to different treatments were done using metabolic rate of fish from the 12 treatments estimated at the mean acclimation temperature (either 15 °C or 20 °C, ± 0.5 °C).

Analysis of covariance (ANCOVA) was used to test the effects of treatments (thermal regimes, respirometry strategies, and rivers) on fish standard metabolic rate. In this analysis, standard metabolic rate was the dependent variable, fish mass the independent variable, and the 12 treatments the covariates. Fish mass and standard metabolic rate were \log_e -transformed to linearize the relation between fish mass and standard metabolic rate (Nelson and Chabot, 2011). However, even with this transformation, distribution of the residuals was not normal (Shapiro test; $W = 0.98$, $p = 2.59E-04$) and variance was not homogeneous (Bartlett test; $K^2 = 62.68$, $p = 2.93E-09$). ANCOVA was therefore conducted using a generalized linear model accounting for

non-homoscedasticity on \log_e -transformed data (link= \log_e , variance= μ^2). This approach permitted to evaluate 1) if standard metabolic rate varied with fish mass, 2) if the slopes of the relationship between standard metabolic rate and fish mass differed significantly among treatments, and 3), assuming a common slope among all treatments, if the intercepts of relationship between standard metabolic rate and fish mass differed among treatments. A difference in intercepts would suggest that standard metabolic rate differs between different treatments. We used pairwise comparisons and corrected for multiple testing using Ohlm's correction factor (Legendre and Legendre, 2012) to determine which treatment differed significantly from the others.

Standard metabolic rate model

Standard metabolic rate estimated on fish from the four fluctuating thermal regimes under the fluctuating respirometry strategy at different values of water temperature (12.5 °C, 15 °C, 17.5 °C, 20 °C and 22.5 °C) were used to develop a standard metabolic rate model for Atlantic salmon parr. Values estimated under constant respirometry strategies (at a constant water temperature of 15 °C or 20 °C) were excluded from this analysis because the relatively high number of standard metabolic rate values estimated under these regimes led to an over-representation of fish standard metabolism at 15 °C or 20 °C.

The relationship between standard metabolic rate, fish mass, and water temperature was assessed using a multiple regression analysis, and a model of the form (Enders et al., 2006):

$$(2) \text{ SMR} = a \cdot M^b \cdot e^{cT}$$

where SMR is the standard metabolic rate ($\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$), M is fish mass (g, wet weight), T is water temperature ($^{\circ}\text{C}$) and a, b and c coefficients are calculated by the multiple regression analysis. Model II regression analyses comparing observed values to values estimated by the predictive model allowed us to assess the quality of the models developed (Mesplé et al., 1996; Legendre and Legendre, 2012) and select the model that more accurately represented the standard metabolic rate of Atlantic salmon parr (closest predicted values to observed values). The distribution of residuals was normal (Shapiro-Wilk normality test; $W = 0.99$, $p = 0.16$) and the variance was homogeneous (residuals randomly distributed with visual observation of plotted residuals against predicted residuals).

All statistical analyses were conducted using R biostatistics program (version 2.15.1, R Core Team, 2012).

Results

Mean water temperature in the constant thermal regime acclimation tanks were 15.1°C ($\pm 0.5^{\circ}\text{C}$) and 20.4°C ($\pm 0.4^{\circ}\text{C}$). Mean water temperature in the fluctuating thermal regime acclimation tanks were 15.1°C (mean daily fluctuations $\pm 2.6^{\circ}\text{C}$) and 20.0°C (mean daily fluctuations $\pm 2.4^{\circ}\text{C}$). On an individual basis, standard metabolic rate estimated in this study ranged from $0.15 \text{ mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$ to $1.65 \text{ mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, and mass ranged from 3.2 g to 18.9 g. When combining our data with data from Beauregard et al. (2013) estimated under the same experimental procedure, the mean fish mass ranged from 6.1 g to 17.2 g (Table I), and varied significantly among treatments ($F_{11, 245} = 14.39$, $p < 0.0001$). Fish weighing over 15 g were used to assess the metabolic rate in only four treatments, and fish weighing under 5 g were used mainly for experiments involving fish from the Cascapedia River (Table I). When fish weighing

under 5 g and over 15 g were excluded from our dataset, fish mass did not vary significantly among treatments ($F_{11,148} = 1.39$, $p = 0.19$). Exclusion of these data diminished the range of fish mass in any given respirometry experiment, but had no effect on the number of treatments available for analyses. Among-treatment differences in the range of the explanatory variable (in our case fish mass) are not expected to affect ANCOVA (Sokal and Rohlf, 1995). We nevertheless analysed the effects of fish mass and treatments on standard metabolic rate with our complete dataset, and with a dataset restricted to fish in the 5 g - 15 g mass range.

Standard metabolic rate under different thermal regimes

Pairwise comparisons corrected for multiple-testing showed that, in a same river at the same mean acclimation temperature, there was no statistically significant difference between standard metabolic rate of fish from the fluctuating thermal regime estimated under the constant and the fluctuating respirometry strategies ($p = 1$). Consequently, we grouped these data in further analyses.

Table I: Description of the various treatments used in the respirometry experiments, mean mass of fish studied and number of respirometry experiments. ^aCst indicates a constant thermal regime; water temperature was kept at the same value during the experiment. ^bFlct indicates a fluctuating thermal regime; water temperature fluctuated by ± 2.5 °C around the mean on a daily basis. Sources of data: A) Present study, B) Beauregard et al. (2013)

Treatments description			Description of fish			
Thermal regime of acclimation	Respirometry strategy	River of origin	Range of fish mass (g)	Mean fish mass (g)	Number of respirometry experiments	Source of data
15 °C-Cst ^a	Cst	Cascapedia	3.60 - 12.93	7.39	20	A
15 °C-Flct ^b	Cst	Cascapedia	3.40 - 13.50	7.91	23	A
15 °C-Flct	Flct	Cascapedia	3.37 - 10.43	6.09	20	A
15 °C-Cst	Cst	Ouelle	4.65 - 14.63	8.33	19	A
15 °C-Flct	Cst	Ouelle	4.10 - 11.23	7.81	20	A
15 °C-Flct	Flct	Ouelle	5.01 - 18.86	8.79	20	A
20 °C-Cst	Cst	Cascapedia	3.38 - 14.07	7.04	27	A
20 °C-Flct	Cst	Cascapedia	3.16 - 14.49	7.04	24	A
20 °C-Flct	Flct	Cascapedia	3.54 - 14.57	6.45	28	A
20 °C-Cst	Cst	Ouelle	7.11 - 22.21	11.95	23	B
20 °C-Flct	Cst	Ouelle	5.96 - 36.20	17.18	21	B
20 °C-Flct	Flct	Ouelle	8.60 - 28.77	16.99	12	B

Analyses conducted with our complete dataset indicated that the standard metabolic rate was significantly related to fish mass ($p < 0.0001$) and that the slopes of the relationships between standard metabolic rate and fish mass did not vary significantly among treatments ($p = 0.76$). Intercepts of the relationship between standard metabolic rate and fish mass differed among treatments ($p < 0.0001$, Table IIa), indicating that the standard metabolic rate for a given fish mass varied significantly among treatments. The common, among treatments, slope of the

relationship between standard metabolic rate and fish mass was calculated as the weighted mean of the individual slopes of all treatments (0.85, Table IIIa).

Table II: ANCOVA results conducted with the eight treatments (combining respirometry strategies of fluctuating thermal regimes for a given temperature of acclimation and river of origin). Analyses were conducted with (a) all fish and (b) without fish under 5 g or over 15 g.

a)

Factors	df	F	p
Fish mass	1	2129.53	< 0.0001
Treatment	7	63.48	< 0.0001
Mass:Treatment	7	0.59	0.76
Residuals	241		

b)

Factors	df	F	p
Fish mass	1	299.91	< 0.0001
Treatment	7	39.85	< 0.0001
Mass:Treatment	7	0.90	0.51
Residuals	144		

The intercepts of the relationships between standard metabolic rate and fish mass estimated with fish acclimated to a mean water temperatures of 15 °C were significantly lower than those estimated with fish acclimated to a mean water temperatures of 20 °C ($p = 0.0013$ to $p < 0.0001$). When compared to standard metabolic rate estimated under thermal regimes held at a mean temperature of 15 °C, standard metabolic rate estimated under thermal regimes held at a mean temperature of 20 °C were 43.9% ($\frac{200 \cdot [\text{Maximum}-\text{Minimum}]}{[\text{Maximum}+\text{Minimum}]}$, $p < 0.0001$; fluctuating thermal regime) to 56.9% ($p < 0.0001$; constant thermal regime) higher for fish from the Cascapedia River and were 29.8% (p

= 0.0013; constant thermal regime) to 64.4% ($p < 0.0001$; fluctuating thermal regime) higher for fish from the Ouelle River compared to thermal regimes. This result is consistent with the well-known positive effect of water temperature on fish standard metabolic rate (Fry, 1971).

Table III: Standard metabolic rate ($\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) models developed under eight treatments with (a) all fish and (b) without fish under 5 g or over 15 g. M is fish mass (g). ^a Cst indicates a constant thermal regime. ^b Flct indicates a fluctuating thermal regime.

a)

Treatments				Models
Accl. temp.	Thermal regime	Resp. strategy	River origin of	
15 °C	Cst ^a	Cst	Casc.	$\log_e(\text{SMR})=0.85 \cdot \log_e(M)-2.41$
15 °C	Flct ^b	Cst and Flct combined	Casc.	$\log_e(\text{SMR})=0.85 \cdot \log_e(M)-2.37$
15 °C	Cst	Cst	Ouelle	$\log_e(\text{SMR})=0.85 \cdot \log_e(M)-2.27$
15 °C	Flct	Cst and Flct combined	Ouelle	$\log_e(\text{SMR})=0.85 \cdot \log_e(M)-2.28$
20 °C	Cst	Cst	Casc.	$\log_e(\text{SMR})=0.85 \cdot \log_e(M)-1.82$
20 °C	Flct	Cst and Flct combined	Casc.	$\log_e(\text{SMR})=0.85 \cdot \log_e(M)-1.92$
20 °C	Cst	Cst	Ouelle	$\log_e(\text{SMR})=0.85 \cdot \log_e(M)-1.97$
20 °C	Flct	Cst and flct combined	Ouelle	$\log_e(\text{SMR})=0.85 \cdot \log_e(M)-1.61$

b)

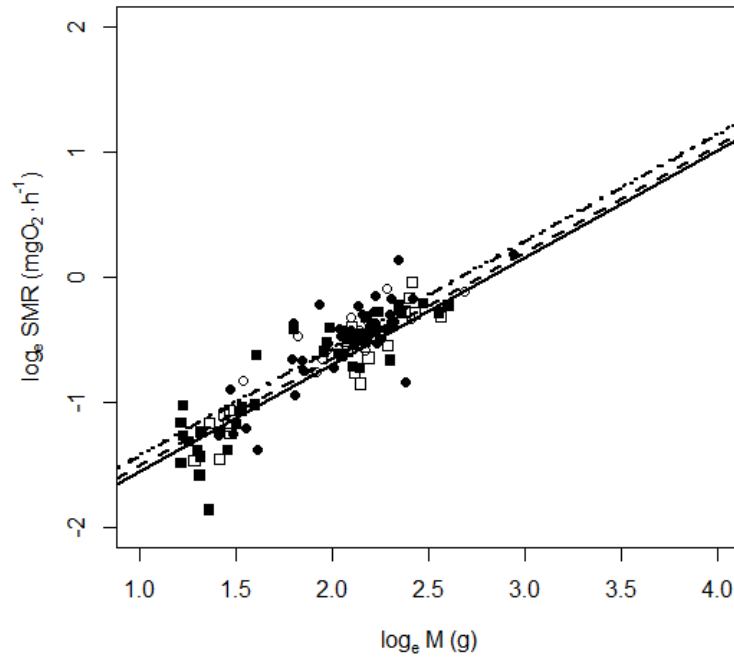
Treatments				Models
Accl. temp.	Thermal regime	Resp. strategy	River origin of	
15 °C	Cst ^a	Cst	Casc.	$\log_e(\text{SMR})= 0.77 \cdot \log_e(M)-2.20$
15 °C	Flct ^b	Cst and Flct combined	Casc.	$\log_e(\text{SMR})= 0.77 \cdot \log_e(M)-2.14$
15 °C	Cst	Cst	Ouelle	$\log_e(\text{SMR})= 0.77 \cdot \log_e(M)-2.10$
15 °C	Flct	Cst and Flct combined	Ouelle	$\log_e(\text{SMR})= 0.77 \cdot \log_e(M)-2.09$
20 °C	Cst	Cst	Casc.	$\log_e(\text{SMR})= 0.77 \cdot \log_e(M)-1.67$
20 °C	Flct	Cst and Flct combined	Casc.	$\log_e(\text{SMR})= 0.77 \cdot \log_e(M)-1.76$
20 °C	Cst	Cst	Ouelle	$\log_e(\text{SMR})= 0.77 \cdot \log_e(M)-1.79$
20 °C	Flct	Cst and flct combined	Ouelle	$\log_e(\text{SMR})= 0.77 \cdot \log_e(M)-1.44$

The intercepts of the relationship between standard metabolic rate and fish mass did not differ significantly between the constant and the fluctuating thermal regimes at a mean water temperature of 15 °C ($p=1$). Similarly, intercepts did not vary significantly between rivers for any treatment having a mean water temperature of 15 °C ($p = 0.08$ to 0.63 , Figure 3a).

However, at 20 °C, the intercepts of the relationship between standard metabolic rate and fish mass did not differ significantly between the constant and the fluctuating thermal regimes for fish from the Cascapedia River ($p = 0.21$), but intercepts were 35.4% higher for fish from the Ouelle River acclimated to a fluctuating thermal regime than for fish of this same river that were acclimated to a constant thermal regime ($p = 0.0009$). The intercept estimated for the fish from the Ouelle River acclimated to a constant thermal regime at 20 °C did not differ significantly from the intercepts estimated for the fish from the Cascapedia River acclimated to a constant, or a fluctuating, thermal regime at this same mean water temperature ($p=1$). However, the intercept estimated for the fish from the Ouelle River acclimated to a fluctuating thermal regime at 20 °C was 30.4% higher than for fish of the Cascapedia River subjected to the same thermal regime ($p < 0.0001$, Figure 3b). This indicated that fish from Ouelle River, when acclimated to a fluctuating thermal regime of $20\text{ °C} \pm 2.5\text{ °C}$, had a standard metabolic rate significantly higher than what was observed at this same water temperature, for fish of the Ouelle River acclimated to a constant thermal regime, or for fish of the Cascapedia River acclimated to constant or fluctuating thermal regimes.

Analyses conducted with the dataset restricted to fish in the 5 g - 15 g mass range provided results similar to those obtained with the analysis of the complete dataset (Table IIb).

a)



b)

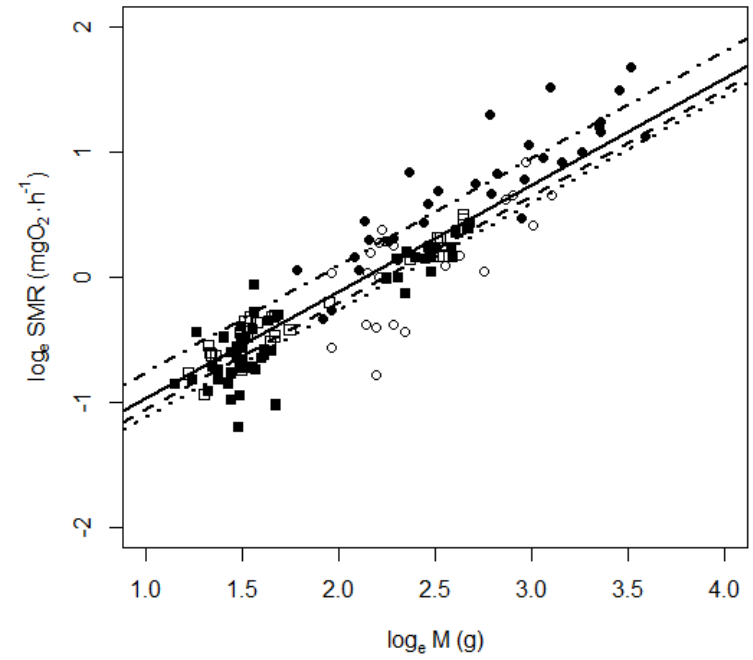


Figure 3: Relationship between fish mass and standard metabolic rate for the various treatments under acclimation temperature of (a) 15 °C and (b) 20 °C: Cascapedia River and constant thermal regime (\square , —), Cascapedia River and fluctuating thermal regime (\blacksquare , - - -), Ouelle River and constant thermal regime (\circ , \dots), Ouelle River and fluctuating thermal regime (\bullet , $-\bullet-$).

Standard metabolic rate model

Multiple regression analyses confirmed the influence of fish mass ($p < 0.0001$) and water temperature ($p < 0.0001$) on fish standard metabolic rate, these two variables explaining together 85.2% of the variation in standard metabolic rate (Table IV). However, Model II regression showed that the slope of the major axis regression differed significantly from 1 (95% confidence interval: 0.8689 - 0.9711) and that the intercept of this regression differed significantly from 0 (95% confidence interval: 0.0015 - 0.0881). The model may therefore lead to an inaccurate estimation of fish standard metabolic rate (Mesplé et al., 1996). Exclusion of values estimated on Cascapedia River fish held under a fluctuating thermal regime of $20\text{ °C} \pm 2.5\text{ °C}$, replacing them with values estimated on Cascapedia River fish acclimated to the 20 °C constant thermal regime to have at least values of fish from this river at 20 °C , led to the development of a model in which fish mass ($p < 0.0001$) and water temperature ($p < 0.0001$) explained 90.8% (adjusted R^2) of the variations in standard metabolic rates. Exclusion of values estimated on Cascapedia River fish held under a fluctuating thermal regime of 20 °C was done because these fish may have resorted on anaerobic metabolism at some point, inducing by this way an inaccurate estimation of their standard metabolic rate (see discussion below). Fish mass alone contributed to 51.2% of the explained variation, water temperature alone contributed to 18.4% of the explained variation, and the two variables shared an additional explanatory capacity equivalent to 21.1% of the variation in standard metabolic rate. The slope of major axis regression for this model did not differ significantly from 1 (95% confidence interval: 0.9022 - 1.0181) and the intercept did not differ significantly from 0 (95% confidence interval: -0.0307 - 0.0718).

Table IV: Model of standard metabolic rate (SMR, $\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) for Atlantic salmon parr, using fish mass (M, g) and water temperature (T, °C) as predictive variables and two different datasets A: all fish acclimated to fluctuating thermal regimes and measured under fluctuating respirometry strategy; B: dataset A, replacing Cascapedia River fish acclimated to 20 °C fluctuating thermal regime by Cascapedia River fish acclimated to 20 °C constant thermal regime.

Dataset	Equation model	$a \pm \text{SE}$	$b \pm \text{SE}$	$c \pm \text{SE}$	adjusted R^2	p
A	$\text{SMR} = a \cdot M^b \cdot e^{cT}$	$e^{-3.95 \pm 0.11}$	1.00 ± 0.03	0.09 ± 0.01	0.85	< 0.0001
B	$\text{SMR} = a \cdot M^b \cdot e^{cT}$	$e^{-4.07 \pm 0.10}$	0.97 ± 0.03	0.10 ± 0.01	0.91	< 0.0001

Discussion

Standard metabolic rate under different thermal regimes

This study revealed that both the mean water temperature at which experiments are conducted, and that the rivers from which fish originate, influence the effect of daily water temperature fluctuations on the standard metabolic rates of Atlantic salmon parr estimated by respirometry. The standard metabolic rate of Atlantic salmon parr estimated at 15 °C for fish held under a fluctuating thermal regime of $15 \text{ °C} \pm 2.5 \text{ °C}$ was not significantly different from that estimated for fish held under a constant thermal regime of 15 °C. However, the standard metabolic rate estimated at 20 °C for fish held under a fluctuating thermal regime of $20 \text{ °C} \pm 2.5 \text{ °C}$ may be significantly higher (i.e. 35.4% for a 1 g fish from Ouelle River) than that estimated for fish held under a constant water temperature of 20 °C. These results are consistent with the suggestion made by previous studies indicating that water temperature fluctuations may

have a different physiological effect on fish depending on the proximity of the mean water temperature to the optimal water temperature for growth.

Studies conducted on a number of fish species indicated that daily water temperature fluctuations may increase fish growth when these fluctuations occur below the thermal optimum for growth (Hokanson et al., 1977; Jobling, 1997), and have no, or only small, effects on growth when the fluctuations occur near the thermal optimum for growth (Jobling, 1997; Flodmark, 2004). In the present study, fish used to conduct experiments under the constant and the fluctuating thermal regimes having a mean water temperature of 15 °C were exposed to water temperatures (12.5 °C to 17.5 °C) that were below, or in the lower end of, the range of optimal water temperature for the growth of Atlantic salmon parr (16 °C to 20°C; Elliott, 1991; Elliott and Hurley, 1997; Jonsson et al., 2001). Under a mean water temperature of 15 °C, standard metabolic rate was unaffected by daily water temperature fluctuations. In contrast, fish used to conduct experiments under the fluctuating thermal regimes having a mean water temperature of 20 °C were exposed to water temperatures (17.5 °C to 22.5 °C) that were in the upper end, or above, the range of optimal water temperature for these fish. Under such conditions, the standard metabolic rate of fish from one population was significantly increased by daily water temperature fluctuations. The unaffected standard metabolic rate, when water temperature fluctuations occur below the optimum water temperature for growth (no effect of water temperature fluctuation on the energy available for growth), together with the higher standard metabolic rate noted for one population when water temperature fluctuations occur close to or above the optimum water temperature for growth (negative effect of water temperature fluctuation on the energy available for growth), may represent one part of the mechanism by

which the effect of water temperature fluctuations on growth may vary (permit, or preclude, increased growth when water temperature fluctuates on a daily basis) with the proximity of a thermal regime to optimum water temperature for growth.

The present study showed that the response of the standard metabolic rate of Atlantic salmon parr to daily fluctuations of water temperature might vary between populations originating from different rivers. The fluctuating thermal regime of $15\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ had no statistically significant effect on the standard metabolic rate of Atlantic salmon parr from the Ouelle and the Cascapedia rivers. However, the fluctuating thermal regime of $20\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ significantly increased the standard metabolic rate of the fish from the Ouelle River, but had no effect on the standard metabolic rate of the fish from the Cascapedia River. At water temperature above $22.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, a temperature in the range experienced by fish 3 h per day under the fluctuating thermal regime of $20\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, Atlantic salmon parr have been known to stop feeding (Elliott, 1991; Elliott and Hurley, 1997), markedly augment the use of anaerobic metabolism (increase in muscle and blood lactate at $24\text{ }^{\circ}\text{C}$; Breau et al., 2011), seek thermal refuges (Cunjak et al., 2005), and switch from a territorial, to a schooling, behaviour (Breau et al., 2007). These physiological and behavioural reactions have been described as responses to a thermal stress (lactate being a stress indicator in fish; Grutter and Pankhurst, 2000).

The different responses from the fish of the Ouelle and the Cascapedia rivers, to a daily water temperature fluctuation between $17.5 - 22.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, may constitute different physiological responses to a thermal stress at the approach of the critical thermal limit of $22.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ for these fish. The Ouelle River can be considered to be one of the warmest salmon-bearing river in Quebec, with water temperature frequently surpassing $23\text{ }^{\circ}\text{C}$ and reaching hourly temperatures as high as $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ every year (Jeong et al. 2012; Figure 1a). In contrast, summer water

temperatures in the Cascapedia River are generally close to the thermal optimum of parr, and rarely reach water temperatures above 20 °C (Figure 1b). The Ouelle and the Cascapedia rivers, and their Atlantic salmon populations, may differ for a long suite of reasons. While recognizing this, we can only note that our results about the between-population difference in the fish responses to fluctuating thermal regimes of $20\text{ °C} \pm 2.5\text{ °C}$ are consistent with the suggestion of Dickerson and Vinyard (1999) that responses to thermal conditions may vary according to the individual's thermal history. Given the existence of potential alternative hypotheses, we can only speculate that Atlantic salmon parr from the Ouelle River, which, in their original river, frequently face water temperatures above the critical thermal limit for this species in the summer, have apparently maintained, or developed, the capacity to recourse to aerobic metabolism at temperatures as high as 22.5 °C. In contrast, Atlantic salmon parr from the Cascapedia River, which, in their original river, may only rarely face water temperatures above the critical thermal limit for this species, may not possess the same capacity as the fish from the Ouelle River, and may switch to anaerobic metabolism to maintain their basal physiological functions beginning at water temperatures between 20 and 22.5 °C. Breau et al. (2011) observed a similar switch to anaerobic metabolism for Atlantic salmon parr of the Nashwaak River (New-Brunswick, Canada) at water temperatures between 22 °C and 24 °C. Unfortunately, these authors did not provide water temperature data for this river.

Standard metabolic rate model

The standard metabolic rate model developed in this study indicated that fish mass and water temperature explain up to 90.8% of the variation in standard metabolic rate of Atlantic salmon parr. As expected, standard metabolic rate increase with both fish mass and water temperature. This model, however, may be difficult to compare to existing models for Atlantic

salmon because these were developed using estimates of active or routine metabolic rates of this species (Braaten, 1967; Fivelstad and Smith, 1991; Grøttum and Sigholt, 1998). In addition, to our knowledge, existing models have not considered the population-specific responses of fish to water temperature close to critical thermal limits. As illustrated by our own study, the identity of the populations used to conduct respirometry experiments, and their physiological response close to critical thermal limits, may affect the standard metabolic models developed. Exclusion of values estimated for fish of the Cascapedia River held under a fluctuating thermal regime of $20\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, which may have begun to resort on anaerobic metabolism (given their lower oxygen consumption compared to fish from Ouelle River under the same thermal regime) and including values estimated for fish of this river acclimated to a constant thermal regime of $20\text{ }^{\circ}\text{C}$, which we assume did not resort on anaerobic metabolism, modified some of the coefficients of the standard metabolic rate model by 11% (Table 4), increased the explanatory power (R^2) of the model by 5.5%, and also increased its accuracy (1:1 relationship between predicted and observed values of standard metabolic rate).

Atlantic salmon is a species of great importance for commercial, recreational, and aboriginal fisheries (Aas et al., 2011; Gardner Pinfold and Atlantic Salmon Federation, 2011). Many Atlantic salmon populations in Canada are considered at risk by COSEWIC (2010). The alterations of aquatic ecosystems and the influence of climate change modify the temperature patterns experienced by fish in their natural environment (Hicks et al., 1991; Langan et al., 2001; Malcolm et al., 2004) and it is predicted that climate change may reduce the range of suitable habitats for cool and cold water fish species (Eaton and Scheller, 1996). With the type of model developed here, researchers and fish managers will be able to predict how changes in water temperature will affect metabolic rates and the energetic requirements of Atlantic salmon parr.

Acknowledgements

We thank Adrien Joubert and Amaël Gestin for their assistance in the field and in the laboratory, Denis Chabot and Rick Cunjak for their advices, David Beauregard for his help setting up the first experiments, and André St-Hilaire and Anik Daigle for sharing the Ouelle River temperature data. We also thank all members of Boisclair lab for their support and precious advices, particularly regarding the statistical analyses. Financial support was provided by Ouranos consortium, Hydro-Québec, Fisheries and Oceans Canada, Fonds de recherche du Québec-Nature et Technologies (FRQNT), Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC-CRSNG), and Université de Montréal (Département de Sciences Biologiques).

Discussion et conclusion générales

Le présent projet souligne l'importance de la température de l'eau sur les réponses physiologiques du saumon Atlantique. Une hausse de la température moyenne des cours d'eau ou une intensification des fluctuations journalières pourraient avoir un impact important sur les populations de saumon Atlantique, puisque les températures pourraient approcher ou dépasser des limites critiques entraînant une hausse du taux métabolique standard, causant ainsi une hausse des besoins énergétiques des poissons.

Les analyses et les résultats de la présente étude combinent les données de taux métabolique standard estimées dans le cadre de cette étude, mais aussi certaines données estimées dans le cadre d'une étude précédente (Beauregard et al., 2013). Les données de Beauregard et al. (2013) ont été estimées sur des tacons de saumon Atlantique ayant une gamme de masses plus importante que dans la présente étude. Afin de s'assurer que cette différence dans les masses de tacons entre les traitements n'affecte pas les conclusions de l'étude, les analyses ont été répétées avec un jeu de données ne contenant que les tacons se trouvant à l'intérieur d'une même gamme de masses. Les conclusions étant similaires dans les deux cas et la méthodologie utilisée pour estimer les taux métabolique standard étant semblable entre les deux études, il semble légitime de comparer les données provenant de deux études dans le cas du présent projet.

Le premier objectif du projet était d'évaluer si la température d'acclimatation, soit à des températures près de l'optimum ou plus près de la limite critique de croissance, avait une influence sur la réponse métabolique de tacons de saumon Atlantique face à des fluctuations journalières de température. Il semble bien que ce soit le cas. En effet, à des températures près

de l'optimum de l'espèce, aucune différence dans les taux métaboliques standard n'a été observée entre les tacons soumis à des régimes thermiques constant ou fluctuant. Toutefois, à des températures plus près de la limite critique supérieure d'alimentation et de croissance, les taux métaboliques standard des tacons sont augmentés de 35.4% par les fluctuations journalières de température en comparaison avec des tacons acclimatés à des températures constantes de même moyenne. Cette différence dans les taux métaboliques standard n'a été observée que sur les tacons de saumon Atlantique provenant de la rivière Ouelle, une rivière dont les températures estivales sont considérées très chaudes comparativement aux tolérances thermiques du saumon Atlantique. Par contraste, les tacons provenant de la rivière Cascapédia, une rivière dont les températures estivales se situent en moyenne près de l'optimum thermique de cette espèce, ont plutôt présenté des taux métaboliques similaires à des régimes d'acclimatation constant et fluctuant.

Cette dernière observation nous permet de répondre au second objectif du projet, soit d'évaluer si la réponse aux fluctuations journalières de température change en fonction de la température estivale, soit des températures fraîches ou plus chaudes, dans les rivières d'origine des poissons. La réponse métabolique de tacons de saumon Atlantique à des fluctuations journalières de température diffère non seulement en fonction de la température d'acclimatation, mais également en fonction de la rivière d'origine des individus. À des températures près de l'optimum thermique, les taux métaboliques standard entre les différentes populations ne diffèrent pas, mais à des températures près de la limite thermique critique maximale, les réponses métaboliques diffèrent. Ainsi, les tacons de saumon Atlantique provenant d'une rivière où les températures estivales se situent autour de l'optimum thermique de l'espèce ne semblent pas en mesure d'augmenter leur métabolisme standard à un plus haut niveau en réaction aux

fluctuations journalières de températures chaudes et pourraient avoir recours à un métabolisme anaérobique pour faire face à ces hautes températures. Il semble possible que certaines populations, par exemple celles faisant face à des températures estivales chaudes et avec de larges fluctuations au niveau journalier dans leur milieu d'origine, soient en mesure de s'adapter à ces conditions en développant une capacité aérobie plus large. Ceci leur permet de maintenir leurs activités quotidiennes (territorialité, alimentation et autres) à des températures plus chaudes puisqu'un recours à un métabolisme anaérobique n'est pas nécessaire (Cutts et al., 2002).

Différents indicateurs de métabolisme anaérobique peuvent être mesurés sur les poissons. Par exemple, les taux de lactate sanguin et musculaire, de même que la mesure des taux de glycogène musculaire, pourraient permettre d'évaluer si un poisson a recours à un métabolisme anaérobique face à certaines situations. L'étude d'indicateurs de métabolisme anaérobique pourrait permettre de confirmer notre hypothèse selon laquelle les poissons de la rivière Cascapédia acclimatés à un régime thermique fluctuant à une température moyenne de 20 °C ont eu recours à un métabolisme anaérobique lorsque les températures atteignaient des valeurs critiques.

La présence de refuges thermiques froids dans les rivières présentant des épisodes de températures extrêmes en été est d'une importance croissante pour permettre la survie des espèces d'eau froide s'y trouvant, particulièrement dans l'optique d'une hausse générale des températures causée par les changements climatiques. De même, la possibilité d'une adaptation face à une hausse des températures de l'eau dans un milieu semble être cruciale pour la survie de certaines populations. On peut penser, par exemple, à certaines espèces de poissons des récifs coralliens qui ne sont pas en mesure de s'acclimater rapidement à une hausse des températures

et pour lesquels il semble que seule l'apparition d'individus plus tolérants pourrait permettre la survie de ces espèces (Nilsson et al., 2010). De même, les températures estivales prédites pour la période de 2046 - 2065 dans la rivière Ouelle devraient être suffisamment chaudes pour induire des conditions stressantes et parfois létales pour le saumon Atlantique dans le cours d'eau principal (températures journalières moyennes supérieures à 21 °C et parfois supérieures à 25 °C) et induire des conditions pouvant être stressantes pour l'alimentation dans quelques tributaires (températures moyennes journalières supérieures à 21 °C) (Jeong et al., 2012). Une adaptation aux hausses de température pourrait permettre aux individus de cette rivière d'augmenter leurs taux de survie lors d'épisodes de températures chaudes. Malheureusement, nous ne savons pas encore combien de temps est nécessaire pour permettre une telle adaptation, puisque nous ne connaissons pas exactement quels mécanismes peuvent mener à une adaptation telle que celle que nous croyons avoir observée chez les tacons de la rivière Ouelle.

Les conclusions du présent projet indiquent que les fluctuations journalières de températures affectent les taux métaboliques standard de tacons de saumon Atlantique, mais que leur influence varie en fonction de la température moyenne d'acclimatation et selon la rivière d'origine des poissons. Les études évaluant le métabolisme standard menées à des températures constantes près de l'optimum thermique d'une espèce pourraient être représentatives des réponses métaboliques de poissons faisant face à des fluctuations journalières de température en milieu naturel. Toutefois, lorsque les températures s'éloignent de cet optimum, les réponses métaboliques estimées à température constante pourraient sous-estimer celles de poissons en milieu naturel. De même, les réponses métaboliques estimées sur les poissons provenant d'une population ne semblent pas être transférables à celles d'individus d'une autre population faisant face à des régimes thermiques différents dans leur milieu d'origine. Les effets des fluctuations

journalières de température sur les réponses métaboliques estimées sur les individus d'une seule population ne devraient donc pas être généralisés à l'ensemble des individus de l'espèce.

Le dernier objectif du projet était de développer un modèle de métabolisme standard pour le saumon Atlantique permettant de prédire les taux métaboliques d'individus en fonction de leur masse et de la température de l'eau. À notre connaissance, encore aucun modèle de métabolisme standard pour le saumon Atlantique n'avait été développé. Le modèle développé ici serait applicable à des tacons de saumon Atlantique soumis à des fluctuations journalières de température de ± 2.5 °C entre 12.5 °C et 22.5 °C. Ce modèle pourrait permettre de mieux évaluer comment une modification de la température de l'eau en milieu naturel pourra influencer les besoins énergétiques des tacons de saumon Atlantique.

L'étude présentée ici a été menée sur une seule espèce de poisson, le saumon Atlantique, considérée comme étant une des espèces de salmonidés ayant la plus haute tolérance thermique (Elliott, 1991; Elliott et Elliott, 2010). D'autres espèces de salmonidés ayant une tolérance thermique plus faible pourraient réagir différemment aux fluctuations journalières de température sous différentes températures d'acclimatation. Il serait donc intéressant de tester l'effet de différents régimes thermiques et températures d'acclimatation sur d'autres espèces de salmonidés moins tolérantes aux températures chaudes. De même, il pourrait être intéressant d'évaluer si les réponses métaboliques aux fluctuations journalières de température seront les mêmes pour d'autres espèces vivant en milieu plus chaud.

Bibliographie

- Aas, Ø., A. Klemetsen, S. Einum and J. Skurdal (2011). Atlantic salmon ecology. John Wiley & Sons. 496 pp.
- Bajer, P. G., G. W. Whitley, R. S. Hayward and R. D. Zweifel (2003). Laboratory evaluation of two bioenergetics models applied to yellow perch: identification of a major source of systematic error. *Journal of Fish Biology* 62(2): 436-454.
- Barnes, R., H. King and C. G. Carter (2011). Hypoxia tolerance and oxygen regulation in Atlantic salmon, *Salmo salar* from a Tasmanian population. *Aquaculture* 318(3-4): 397-401.
- Beamish, F. W. H. (1964a). Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption: II. Influence of weight and temperature on respiration of several species. *Canadian Journal of Zoology* 42(2): 177-188.
- Beamish, F. W. H. (1964b). Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption: III. Influence of oxygen. *Canadian Journal of Zoology* 42(3): 355-366.
- Beauregard, D., E. Enders and D. Boisclair (2013). Consequences of circadian fluctuations in water temperature on the standard metabolic rate of Atlantic salmon parr (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70(7): 1072-1081.
- Bertolo, A., M. Pépino, J. Adams and P. Magnan (2011). Behavioural thermoregulatory tactics in lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *PLoS ONE* 6(4): e18603.
- Bevelhimer, M. S. and S. M. Adams (1993). A bioenergetics analysis of diel vertical migration by kokanee salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50(11): 2336-2349.
- Biette, R. M. and G. H. Geen (1980). Growth of underyearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under constant and cyclic temperatures in relation to live zooplankton ration size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37(2): 203-210.
- Braaten, B. (1976). Respiratory metabolism and growth of Atlantic salmon in relation to various levels of routine activity. *International Council for the Exploration of the Sea Committee Meet 38*: 1-29.

- Breau, C., R. Cunjak and G. Bremset (2007). Age-specific aggregation of wild juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* at cool water sources during high temperature events. *Journal of fish biology* 71(4): 1179-1191.
- Breau, C., R. A. Cunjak and S. J. Peake (2011). Behaviour during elevated water temperatures: can physiology explain movement of juvenile Atlantic salmon to cool water? *Journal of Animal Ecology* 80(4): 844-853.
- Brett, J. (1956). Some principles in the thermal requirements of fishes. *The Quarterly Review of Biology* 31(2): 75-87.
- Brett, J. and T. Groves (1979). Physiological energetics. *Fish physiology* 8: 279-352.
- Brett, J. R. (1971). Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *American Zoologist* 11(1): 99-113.
- Brett, J. R. and C. A. Zala (1975). Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under controlled conditions. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32(12): 2479-2486.
- Brown, G. W. and J. T. Krygier (1970). Effects of clear-cutting on stream temperature. *Water Resources Research* 6(4): 1133-1139.
- Caissie, D. (2006). The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology* 51(8): 1389-1406.
- Claireaux, G. and J. P. Lagardere (1999). Influence of temperature, oxygen and salinity on the metabolism of the European sea bass. *Journal of Sea Research* 42(2): 157-168.
- Clark, C. W. and D. A. Levy (1988). Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window. *The American Naturalist* 131(2): 271-290.
- Clark, T. D., E. Sandblom and F. Jutfelt (2013). Aerobic scope measurements of fishes in an era of climate change: respirometry, relevance and recommendations. *The Journal of Experimental Biology* 216(15): 2771-2782.
- COSEWIC. 2010. COSEWIC assessment and status report on the Atlantic salmon *Salmo salar* (Nunavik population, Labrador population, Northeast Newfoundland population, South Newfoundland population, Southwest Newfoundland population, Northwest Newfoundland population, Quebec Eastern North Shore population, Quebec Western

- North Shore population, Antocosti Island population, Inner St. Lawrence population, Lake Ontario population, Gaspé-Southern Gulf of St. Lawrence population, Eastern Cape Breton population, Nova Scotia Southern Upland population, Inner Bay of Fundy population, Outer Bay of Fundy population) in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. xlvii + 136 pp. (www.sararegistry.gc.ca/status/status_e.cfm).
- Cunjak, R. A., J. M. Roussel, M. A. Gray, J. P. Dietrich, D. F. Cartwright, K. R. Munkittrick and T. D. Jardine (2005). Using stable isotope analysis with telemetry or mark-recapture data to identify fish movement and foraging. *Oecologia* 144(4): 636-646.
- Cutts, C. J., N. B. Metcalfe and A. C. Taylor (2002). Juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*) with relatively high standard metabolic rates have small metabolic scopes. *Functional Ecology* 16(1): 73-78.
- Diana, J. S. (1983). Oxygen consumption by largemouth bass under constant and fluctuating thermal regimes. *Canadian Journal of Zoology* 61(8): 1892-1895.
- Dickerson, B. R. and G. L. Vinyard (1999). Effects of high chronic temperatures and diel temperature cycles on the survival and growth of Lahontan cutthroat trout. *Transactions of the American Fisheries Society* 128(3): 516-521.
- Doudoroff, P. and D. L. Shumway (1970). Dissolved oxygen requirements of freshwater fishes. *FAO Fisheries Technical Paper* (86): 291 pp.
- Eaton, J. G. and R. M. Scheller (1996). Effects of climate warming on fish thermal habitat in streams of the United States. *Limnology and Oceanography* 41(5): 1109-1115.
- Elliott, J. and J. Elliott (2010). Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *Journal of fish biology* 77(8): 1793-1817.
- Elliott, J., M. Hurley and R. Fryer (1995). A new, improved growth model for brown trout, *Salmo trutta*. *Functional ecology*: 290-298.
- Elliott, J. M. (1991). Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile atlantic salmon *Salmo salar*. *Freshwater Biology* 25(1): 61-70.

- Elliott, J. M. and M. A. Hurley (1997). A functional model for maximum growth of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from two populations in northwest England. *Functional Ecology* 11(5): 592-603.
- Enders, E., D. Boisclair, P. Boily and P. Magnan (2006). Effect of body mass and water temperature on the standard metabolic rate of juvenile yellow perch, *Perca flavescens* (Mitchill). *Environmental biology of fishes* 76(2-4): 399-407.
- Enders, E. C., D. Boisclair and A. G. Roy (2003). The effect of turbulence on the cost of swimming for juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* 60(9): 1149-1160.
- Enders, E. C. and D. A. Scruton (2005). Compilation of existing literature data on the standard and routine metabolic rate of Atlantic salmon (*Salmo salar*), Canadian Data Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1176: v + 43 p.
- Fivelstad, S. and M. J. Smith (1991). The oxygen consumption rate of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared in a single pass landbased seawater system. *Aquacultural Engineering* 10(4): 227-235.
- Flodmark, L. E. W., L. A. Vollestad and T. Forseth (2004). Performance of juvenile brown trout exposed to fluctuating water level and temperature. *Journal of Fish Biology* 65(2): 460-470.
- Fry, F. E. J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. *Fish Physiology*. W. S. Hoar and D. J. Randall, Academic Press. Volume 6: 1-98.
- Fry, F. E. J. and J. S. Hart (1948). The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. *The Biological Bulletin* 94(1): 66-77.
- Galarowicz, T. L. and D. H. Wahl (2003). Differences in growth, consumption, and metabolism among walleyes from different latitudes. *Transactions of the American Fisheries Society* 132(3): 425-437.
- Gardner Pinfold and Atlantic Salmon Federation (2011). Economic value of wild Atlantic salmon. Prepared for: Atlantic Salmon Federation. 70 pp.
- Garland, T., Jr. and S. C. Adolph (1991). Physiological differentiation of vertebrate populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 193-228.

- Geist, D. R., Z. Deng, R. P. Mueller, S. R. Brink and J. A. Chandler (2010). Survival and growth of juvenile Snake River Fall chinook salmon exposed to constant and fluctuating temperatures. *Transactions of the American Fisheries Society* 139(1): 92-107.
- Goolish, E. M. (1991). Aerobic and anaerobic scaling in fish. *Biological Reviews* 66(1): 33-56.
- Grøttum, J. A. and T. Sigholt (1998). A model for oxygen consumption of Atlantic salmon (*Salmo salar*) based on measurements of individual fish in a tunnel respirometer. *Aquacultural Engineering* 17(4): 241-251.
- Grutter, A. S. and N. W. Pankhurst (2000). The effects of capture, handling, confinement and ectoparasite load on plasma levels of cortisol, glucose and lactate in the coral reef fish *Hemigymnus melapterus*. *Journal of Fish Biology* 57(2): 391-401.
- Heath, A. G. and A. W. Pritchard (1965). Effects of severe hypoxia on carbohydrate energy stores and metabolism in two species of freshwater fish. *Physiological Zoology* 38(4): 325-334.
- Herrmann, J. P. and E. C. Enders (2000). Effect of body size on the standard metabolism of horse mackerel. *Journal of Fish Biology* 57(5): 746-760.
- Hokanson, K. E. F., C. F. Kleiner and T. W. Thorslund (1977). Effects of constant temperatures and diel temperature fluctuations on specific growth and mortality rates and yield of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34(5): 639-648.
- Holtby, L. B. (1988). Effects of logging on stream temperatures in Carnation Creek British Columbia, and associated impacts on the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45(3): 502-515.
- Hubbs, C. (1964). Effects of thermal fluctuations on the relative survival of greenthroat darter young from stenothermal and eurythermal waters. *Ecology* 45(2): 376-379.
- Imholt, C., I. A. Malcolm, P. J. Bacon, C. N. Gibbins, C. Soulsby, M. Miles and R. J. Fryer (2011). Does diurnal temperature variability affect growth in juvenile Atlantic salmon *Salmo salar*? *Journal of Fish Biology* 78(2): 436-448.
- IPCC (2007). Climate change 2007: Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

- Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.). IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.6
- Jeong, D. I., A. Daigle and A. St-Hilaire (2012). Development of a stochastic water temperature model and projection of future water temperature and extreme events in the Ouelle River basin in Québec, Canada. *River Research and Applications* 29(7): 805-821
- Jobling, M. (1997). Temperature and growth: modulation of growth rate via temperature change. Seminar Series-Society for Experimental Biology, Cambridge University Press (61): 225-254
- Johnson, S. L. (2004). Factors influencing stream temperatures in small streams: substrate effects and a shading experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61(6): 913-923.
- Jonsson, B., T. Forseth, A. J. Jensen and T. F. Naesje (2001). Thermal performance of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Functional Ecology* 15(6): 701-711.
- Keys, A. B. (1930). The measurement of the respiratory exchange of aquatic animals. *The Biological Bulletin* 59(2): 187-198.
- Klemetsen, A., P. A. Amundsen, J. B. Dempson, B. Jonsson, N. Jonsson, M. F. O'Connell and E. Mortensen (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* L.: a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12(1): 1-59.
- Lahti, K., H. Huuskonen, A. Laurila and J. Piironen (2002). Metabolic rate and aggressiveness between brown trout populations. *Functional Ecology* 16(2): 167-174.
- Langan, S. J., L. Johnston, M. J. Donaghy, A. F. Youngson, D. W. Hay and C. Soulsby (2001). Variation in river water temperatures in an upland stream over a 30-year period. *Science of the Total Environment* 265(1-3): 195-207.
- Legendre, P. and L. Legendre (2012). *Numerical ecology*, Elsevier. 1006 pp.
- Lessard, J. A. L. and D. B. Hayes (2003). Effects of elevated water temperature on fish and macroinvertebrate communities below small dams. *River Research and Applications* 19(7): 721-732.

- Lynch, J. A., G. B. Rishel and E. S. Corbett (1984). Thermal alteration of streams draining clearcut watersheds: Quantification and biological implications. *Hydrobiologia* 111(3): 161-169.
- Lyytikäinen, T. and M. Jobling (1998). The effect of temperature fluctuations on oxygen consumption and ammonia excretion of underyearling Lake Inari Arctic charr. *Journal of Fish Biology* 52(6): 1186-1198.
- Magnuson, J. J., L. B. Crowder and P. A. Medvick (1979). Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* 19(1): 331-343.
- Malcolm, I. A., D. M. Hannah, M. J. Donaghy, C. Soulsby and A. F. Youngson (2004). The influence of riparian woodland on the spatial and temporal variability of stream water temperatures in an upland salmon stream. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* 8(3): 449-459.
- Mather, M. E., D. L. Parrish, C. A. Campbell, J. R. McMenemy and J. M. Smith (2008). Summer temperature variation and implications for juvenile Atlantic salmon. *Hydrobiologia* 603(1): 183-196.
- Matthews, K. and N. Berg (1997). Rainbow trout responses to water temperature and dissolved oxygen stress in two southern California stream pools. *Journal of Fish Biology* 50(1): 50-67.
- McCarthy, I. D. (2000). Temporal repeatability of relative standard metabolic rate in juvenile Atlantic salmon and its relation to life history variation. *Journal of Fish Biology* 57(1): 224-238.
- McCullough, D. A. (1999). A review and synthesis of effects of alterations to the water temperature regime on freshwater life stages of salmonids, with special reference to chinook salmon. United states Environmental Protection Agency. 279 pp.
- Meeuwig, M., J. Dunham, J. Hayes and G. Vinyard (2004). Effects of constant and cyclical thermal regimes on growth and feeding of juvenile cutthroat trout of variable sizes. *Ecology of Freshwater Fish* 13(3): 208-216.
- Mesplé, F., M. Mesplé, C. Troussellier and P. Casellas (1996). Evaluation of simple statistical criteria to qualify a simulation. *Ecological modelling* 88(1): 9-18.

- Metcalf, N. B., A. C. Taylor and J. E. Thorpe (1995). Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behaviour* 49(2): 431-436.
- Mills, D. (1991). *Ecology and management of Atlantic salmon*, Chapman and Hall. Springer. 351 pp.
- Morinville, G. R. and J. B. Rasmussen (2003). Early juvenile bioenergetic differences between anadromous and resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60(4): 401-410.
- Nelson J.A. and Chabot D. (2011) General energy metabolism. In: Farrell A.P., (ed.), *Encyclopedia of fish physiology: From genome to environment*. San Diego: Academic Press. Volume 3, pp. 1566–1572.
- Nilsson, G. E., S. Östlund-Nilsson and P. L. Munday (2010). Effects of elevated temperature on coral reef fishes: Loss of hypoxia tolerance and inability to acclimate. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 156(4): 389-393.
- Olden, J. D. and R. J. Naiman (2010). Incorporating thermal regimes into environmental flows assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. *Freshwater Biology* 55(1): 86-107.
- Parrish, D. L., R. J. Behnke, S. R. Gephard, S. D. McCormick and G. H. Reeves (1998). Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55(S1): 281-287.
- Poole, G. C. and C. H. Berman (2001). An ecological perspective on in-stream temperature: Natural heat dynamics and mechanisms of human-caused thermal degradation. *Environmental Management* 27(6): 787-802.
- Pörtner, H. O. (2001). Climate change and temperature-dependent biogeography: Oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften* 88(4): 137-146.
- Pörtner, H. O. and R. Knust (2007). Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science* 315(5808): 95-97.
- R Core Team (2012). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

- Reynolds, W. W. and M. E. Casterlin (1979a). Behavioral thermoregulation and the “final preferendum” paradigm. *American Zoologist* 19(1): 211-224.
- Reynolds, W. W. and M. E. Casterlin (1979b). Thermoregulatory behavior of brown trout, *Salmo trutta*. *Hydrobiologia* 62(1): 79-80.
- Rouleau, S., H. Glémet and P. Magnan (2010). Effects of morphology on swimming performance in wild and laboratory crosses of brook trout ecotypes. *Functional Ecology* 24(2): 310-321.
- Schindler, D. W. (1997). Widespread effects of climatic warming on freshwater ecosystems in North America. *Hydrological Processes* 11(8): 1043-1067.
- Seppänen, E., J. Piironen and H. Huuskonen (2009). Standard metabolic rate, growth rate and smolting of the juveniles in three Atlantic salmon stocks. *Boreal environment research* 14(3): 369-381.
- Sinokrot, B. A., H. G. Stefan, J. H. McCormick and J. G. Eaton (1995). Modeling of climate change effects on stream temperatures and fish habitats below dams and near groundwater inputs. *Climatic Change* 30(2): 181-200.
- Smith, R. and J. Fraser (2002). Indicators of climate change for British Columbia 2002, British Columbia Ministry of Water, Land and Air Protection. 48 pp.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf (1995). *Biometry*, W. H. Freeman. 593 pp.
- Steffensen, J. (1989). Some errors in respirometry of aquatic breathers: How to avoid and correct for them. *Fish Physiology and Biochemistry* 6(1): 49-59.
- Steffensen, J., K. Johansen and P. Bushnell (1984). An automated swimming respirometer. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 79(3): 437-440.
- Tang, M. and D. Boisclair (1995). Relationship between respiration rate of juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*), water temperature, and swimming characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52(10): 2138-2145.
- Tang, M., D. Boisclair, C. Ménard and J. A. Downing (2000). Influence of body weight, swimming characteristics, and water temperature on the cost of swimming in brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57(7): 1482-1488.

- Trudel, M., D. R. Geist and D. W. Welch (2004). Modeling the oxygen consumption rates in Pacific salmon and steelhead: An assessment of current models and practices. Transactions of the American Fisheries Society 133(2): 326-348.
- Trudel, M. and D. W. Welch (2005). Modeling the oxygen consumption rates in Pacific salmon and steelhead: model development. Transactions of the American Fisheries Society 134(6): 1542-1561.
- Tytler, P. and P. Calow (1985). Fish energetics: new perspectives. John Hopkins University Press. 349 pp.
- Venables, B. J., W. D. Pearson and L. C. Fitzpatrick (1977). Thermal and metabolic relations of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, from a heated reservoir and a hatchery in north central texas. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology 57(1): 93-98.
- Warren, C. E. and G. E. Davis (1967). Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish. The biological basis of freshwater fish production. S.D. Gerking. Oxford, UK, Blakwell Scientific Publications: 175-214.
- Webb, B. W. (1996). Trends in stream and river temperature. Hydrological Processes 10(2): 205-226.
- Wehrly, K. E., L. Wang and M. Mitro (2007). Field-based estimates of thermal tolerance limits for trout: Incorporating exposure time and temperature fluctuation. Transactions of the American Fisheries Society 136(2): 365-374.